



**Universidad Nacional Mayor de San Marcos**

**Universidad del Perú. Decana de América**

**Facultad de Ciencias Biológicas**

**Escuela Profesional de Ciencias Biológicas**

**Análisis espacio temporal de la biodiversidad en el  
ambiente epipelágico del mar peruano**

**TESIS**

Para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en  
Hidrobiología y Pesquería

**AUTOR**

Giancarlo Helar MORÓN CORREA

**ASESOR**

Marco Antonio ESPINO SÁNCHEZ

Lima, Perú

2017



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

## Referencia bibliográfica

---

Morón, G. (2017). *Análisis espacio temporal de la biodiversidad en el ambiente epipelágico del mar peruano*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

---



**UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS**  
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE  
BIÓLOGO CON MENCIÓN EN HIDROBIOLOGÍA Y PESQUERÍA  
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN DE TESIS)**


Siendo las 17:45 horas del 20 de noviembre de 2017, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se dio inicio a la sesión para optar al Título Profesional de Biólogo con mención en **Hidrobiología y Pesquería** de **GIANCARLO HELAR MORÓN CORREA**.


Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° 029-EPCB-2017, el titulado expuso su tesis: **ANÁLISIS ESPACIO TEMPORAL DE LA BIODIVERSIDAD EN EL AMBIENTE EPIPELÁGICO DEL MAR PERUANO**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 18, calificativo: Aprobado con mención honorosa.

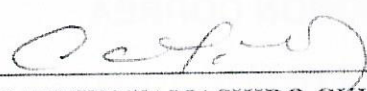
Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el Título Profesional de Biólogo con mención en **Hidrobiología y Pesquería** a **GIANCARLO HELAR MORÓN CORREA** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

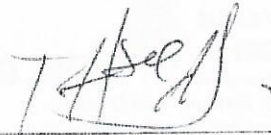
Siendo las 19:10 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 20 de noviembre de 2017.

  
Blgo. LEONARDO ROMERO CHUMPITAZ  
(PRESIDENTE)

  
Dr. MARCO ESPINO SANCHEZ  
(ASESOR)

  
Blga. CARMEN YAMASHIRO GUINOZA  
(MIEMBRO)

  
Blgo. MAX HIDALGO DEL AGUILA  
(MIEMBRO)



# DEDICATORIA

*A mi familia, que me apoyó desde el inicio de mi carrera como biólogo y hoy en día agradezco enormemente. A Los Osos, fieles compañeros universitarios y ahora amigos para la vida. A Paola, por su cariño, apoyo y compañía.*

# AGRADECIMIENTOS

A Ever Laura, excelente profesor en mi etapa pre-universitaria que me hizo conocer y disfrutar el fabuloso mundo de la biología.

A Erich Díaz, por acogerme en el Área de Dinámica Poblacional y Evaluación de Recursos Pelágicos del IMARPE y darme las primeras ideas de desarrollar esta tesis.

A Arnaud Bertrand, por sus valiosas recomendaciones y apoyo para la finalización de este trabajo.

A Ana Alegre y Rocío Joo, por compartir conmigo sus conocimientos en el campo de la estadística.

A Andrés Chipollini y Miguel Ñiquen, por sus valiosos aportes sobre la diversidad de peces pelágicos.

A Roberto Quesquén y Ricardo Tafur, por compartir su conocimiento taxonómico.

A Marco Espino, asesor de esta tesis, y Carmen Yamashiro, profesores en mi etapa universitaria que me formaron como biólogo pesquero.

A Cecilia Peña, Enrique Ramos y todos los compañeros ‘dinámicos’ que me brindaron su total apoyo y me dieron la oportunidad de pertenecer a su equipo.

A todos ellos, muchas gracias.

# Índice General

Índice de Figuras .....	vi
Índice de Tablas.....	xi
<b>I INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>II MARCO TEÓRICO .....</b>	<b>6</b>
1 BIODIVERSIDAD . . . . .	6
1.1 Definición . . . . .	6
1.2 Elementos . . . . .	7
1.3 Escalas . . . . .	8
1.4 Métodos de cuantificación . . . . .	9
1.5 Gradientes espaciales . . . . .	12
1.6 Patrones temporales . . . . .	14
1.7 Mecanismos que promueven la biodiversidad . . . . .	15
2 AMBIENTE PELÁGICO . . . . .	19
2.1 Adaptaciones de organismos . . . . .	21
2.2 La red trófica pelágica . . . . .	22
3 ECOSISTEMA DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT . . . . .	24
3.1 Oceanografía . . . . .	24
3.2 El Niño Oscilación del Sur - ENOS . . . . .	26
3.3 Variabilidad decadal . . . . .	28
3.4 Principales especies pelágicas . . . . .	29

<b>III</b>	<b>HIPÓTESIS.....</b>	<b>30</b>
<b>IV</b>	<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>31</b>
1	OBJETIVO PRINCIPAL . . . . .	31
2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS . . . . .	31
<b>V</b>	<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>32</b>
1	ÁREA DE ESTUDIO . . . . .	32
2	MUESTREO . . . . .	32
3	ESTANDARIZACIÓN . . . . .	36
4	ANÁLISIS . . . . .	37
4.1	CARACTERIZACIÓN . . . . .	37
4.2	ANÁLISIS TEMPORAL . . . . .	38
4.3	ANÁLISIS ESPACIAL . . . . .	40
4.4	ASOCIACIONES DE TAXONES . . . . .	44
<b>VI</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>46</b>
1	CARACTERIZACIÓN . . . . .	46
2	ANÁLISIS TEMPORAL . . . . .	54
3	ANÁLISIS ESPACIAL . . . . .	57
3.1	Latitud . . . . .	57
3.2	Distancia a la costa . . . . .	60
3.3	Distancia al talud . . . . .	63
3.4	Análisis geoestadístico . . . . .	67
4	ASOCIACIONES DE ESPECIES . . . . .	69
<b>VII</b>	<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>73</b>
1	CARACTERIZACIÓN . . . . .	73
2	ANÁLISIS TEMPORAL . . . . .	75
3	ANÁLISIS ESPACIAL . . . . .	81
4	ASOCIACIONES DE TAXONES . . . . .	84



<b>VIII CONCLUSIONES.....</b>	<b>87</b>
<b>IX RECOMENDACIONES.....</b>	<b>89</b>
<b>X REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>90</b>
<b>XI ANEXOS .....</b>	<b>109</b>

# Índice de Figuras

1	Relación entre el número de especies y (a) Número de familias para moluscos bentónicos del Pacífico este, (b) número de géneros para hongos de áreas del Reino Unido, (c) número de caracteres de abejorros y (d) diversidad funcional en plantas de la Patagonia. Se observa una relación directa entre el número de especies y otras medidas de diversidad. Tomado de Gaston y Spicer (2004). . . . .	11
2	Zonas del ambiente pelágico en función a la profundidad. A su vez, también se muestra la zona sobre la plataforma continental o nerítica, y la zona fuera de esta u oceánica, ambas pertenecientes a la capa epipelágica. Imagen de Google Images. . . . .	20
3	Red trófica en el ambiente pelágico. Tomado de <i>Encyclopaedia Britannica</i> <a href="http://www.britannica.com">www.britannica.com</a> . . . . .	23
4	Región del ecosistema de la Corriente de Humboldt, se muestra la circulación de las corrientes. Tomado de Checkley Jr <i>et al.</i> (2009). . . . .	25
5	Fases ENOS: neutral (A), El Niño (B) y La Niña (C). . . . .	27
6	Oscilación Decadal del Pacífico. Se muestran periodos cálidos (positivos) y fríos (negativos). Tomado de Espino (2013). . . . .	28
7	Recorrido estándar de un CERP. Normalmente se designa a un barco o buque científico para recorrer las primeras 6 mn (Barco 1, línea negra) y otro buque la zona de 6 hasta ~80 mn de distancia a costa (Barco 2, línea roja). . . . .	33

8	Puntos donde se realizaron lances de pesca o comprobación. Puntos negros son lances realizados por Barco 1 y puntos rojos son lances realizados por Barco 2 (se muestra el trayecto de ambos barcos en Figura 7). . . . .	34
9	Manera de operar de una red de arrastre a media agua. Se recorre una milla náutica capturando los organismos vulnerables a la red. . . . .	36
10	Índice de presencia temporal por taxón (Ver Ecuación 1). (†): Taxones que expanden su distribución espacial durante un fenómeno El Niño (Chirichigno, 1998). . . . .	52
11	Serie anual de la riqueza estimada (S est) mediante método bootstrap (puntos rojos muestra la media de las 500 permutaciones). Se muestra la riqueza observada (S obs) que posee la misma tendencia. Dos puntos de quiebre fueron identificados (1992 y 1996). . . . .	55
12	Cluster jerárquico empleado para agrupar los años bajo estudio en base a la composición de taxones. Se identifican 5 grupos óptimos (Grupo 1: Verde, Grupo 2: Rojo, Grupo 3: Aguamarina, Grupo 4: Púrpura, Grupo 5: Azul). . . . .	56
13	Biomasa media de taxones por año. Los taxones y los años son ordenados según su posición en el primer eje (factor) del análisis de correspondencia. La línea punteada separa periodos (a criterio del autor) con composiciones de taxones diferentes. . . . .	57
14	Serie latitudinal de riqueza estimada (S est) mediante método bootstrap (las líneas negras muestran estimaciones entre los percentiles 5% y 95% de los estimados, punto rojo es la media). Se muestra la riqueza observada (S obs) con una tendencia ligeramente diferente para las latitudes menores. El primer eje muestra todo el intervalo de latitud (e.g. 4°S comprende desde 4°00'00' hasta 4°59'59') . . . . .	58

15	Cluster jerárquico empleado para agrupar las latitudes en base a la composición de taxones. Se identifican 3 grupos óptimos (Grupo 1: Verde, Grupo 2: Azul, Grupo 3: Rojo), los cuales serán tratados como 'grupos de sitio' para el análisis de taxones indicadores. . . . .	59
16	Biomasa media de los taxones por latitud. Los taxones y las latitudes fueron ordenadas siguiendo su posición en el primer eje del análisis de correspondencia, observándose un gradiente latitudinal en la composición de taxones. . . . .	60
17	Serie de riqueza estimada (S est) en función a intervalos de distancia a la costa (e.g. 0-5 mn = 5) mediante método bootstrap (las líneas negras muestran estimaciones entre los percentiles 5% y 95% de los estimados, punto rojo es la media). . . . .	61
18	Cluster jerárquico empleado para agrupar intervalos de distancias a la costa (e.g. 0-5 mn = 5) en base a la composición de taxones. Se identifican 4 grupos (Grupo 1: Azul, Grupo 2: Aguamarina, Grupo 3: Verde, Grupo 4: Rojo), los cuales serán tratados como 'grupos de sitio' para el análisis de taxones indicadores. . . . .	62
19	Biomasa media de los taxones por distancia a costa. Los taxones y la distancia a la costa fueron ordenadas siguiendo su posición en el primer eje del análisis de correspondencia, observándose un gradiente en la composición de taxones. . . . .	63
20	Riqueza estimada (S est) para diferentes intervalos de distancia al talud mediante método bootstrap (las líneas negras muestran los percentiles 5% y 95% de los estimados, puntos rojos es la media). Se muestra la riqueza observada (S obs). Los extremos negativos de los intervalos significan que se encuentra en la zona nerítica y los extremos positivos en la zona oceánica. . . . .	64

21	Cluster jerárquico empleado para agrupar los intervalos de distancia al talud en base a la composición de taxones (Grupo 1: Rojo, Grupo 2: Verde), los cuales serán tratados como ‘grupos de sitio’ para el análisis de taxones indicadores. . . . .	65
22	Biomasa media de los taxones por intervalo de distancia al talud continental. Los taxones e intervalos fueron ordenados siguiendo su posición en el primer eje del análisis de correspondencia, observándose una diferencia clara en la composición de taxones marcada por la línea roja (sobre el talud continental). . . . .	66
23	Mapa de riqueza y su coeficiente de variación obtenida mediante kriging simple (1983-2014) utilizando un modelo esférico. . . . .	68
24	Mapas de riqueza obtenida mediante kriging simple para diferentes periodos (Ver Tabla 2). . . . .	68
25	Puntos de lance de los CERP realizados cada año (1983-1998). . . . .	110
26	Puntos de lance de los CERP realizados cada año (1999-2014). . . . .	111
27	Distribución espacial de los diferentes taxones encontradas. . . . .	114
28	BIC calculado para diferente número de puntos de quiebre. El menor BIC se obtiene con 2 puntos de quiebre en 1992 y 1996 (Ver Tabla 12). . . . .	129
29	Correlaciones entre la matriz de distancia original y matrices binarias calculadas del dendrograma temporal cortado a varios niveles. . . . .	130
30	Correlaciones entre la matriz de distancia original y matrices binarias calculadas del dendrograma en función a la latitud cortado a varios niveles. . . . .	130
31	Correlaciones entre la matriz de distancia original y matrices binarias calculadas del dendrograma en función a distancia a la costa cortado a varios niveles. . . . .	131
32	Correlaciones entre la matriz de distancia original y matrices binarias calculadas del dendrograma en función a distancia al talud cortado a varios niveles. . . . .	131

33	Representaciones de plano factorial para taxones (abajo) y para años (arriba) obtenidos del análisis de correspondencia. Se muestra los <i>eigenvalues</i> de cada eje y el porcentaje de variación que representa. La inercia total es 1.415. . . . .	132
34	Representaciones de plano factorial para taxones (abajo) por latitud (arriba) obtenidos del análisis de correspondencia. Se muestra los <i>eigenvalues</i> de cada eje y el porcentaje de variación que representa. La inercia total es 0.668. . . . .	133
35	Representaciones de plano factorial para taxones (abajo) por intervalos de distancia a la costa (arriba) obtenidos del análisis de correspondencia. Se muestra los <i>eigenvalues</i> de cada eje y el porcentaje de variación que representa. La inercia total es 0.676. . . . .	134
36	Representaciones de plano factorial para taxones (abajo) por intervalos de distancia al talud (arriba) obtenidos del análisis de correspondencia. Se muestra los <i>eigenvalues</i> de cada eje y el porcentaje de variación que representa. La inercia total es 0.633. . . . .	135

# Índice de Tablas

1	Elementos de la biodiversidad y ejemplos. Tomado de Gaston y Spicer (2004).	7
2	Datos y parámetros estimados del modelo esférico utilizados para análisis geoestadístico por periodos.	44
3	Clasificación taxonómica de los taxones capturados por los CERP durante 1983 al 2014. (†): taxones que expanden su distribución durante un fenómeno El Niño (Chirichigno, 1998). (*): Subphylum. Columna 'TEst': Taxones estandarizados utilizados para los análisis (Ver CARACTERIZACIÓN).	47
4	Taxones indicadores para 'grupos de sitio' según latitud. Según resultados del cluster jerárquico: Grupo 1+2 = 3-5°S, Grupo 3 = 6-18°S.	60
5	Taxones indicadores para 'grupos de sitio' según distancia a costa. Siguiendo resultados del cluster jerárquico: Grupo 1 = 0-15 mn, Grupo 1+2 = 0-50 mn.	64
6	Taxones indicadores para 'grupos de sitio' según distancia al talud. Según resultados del cluster jerárquico: Grupo 1 = Zona nerítica, Grupo 2 = Zona oceánica.	67
7	Asociaciones de taxones. Se identifican un total de 8 grupos o asociaciones. <i>SW</i> mide el grado de asociación de un taxón a su grupo.	71

8	CERP empleados en este estudio. El nombre de cada CERP viene formado de la siguiente manera: AAMI-MF, siendo AA el año de realización, MI el mes que inició y MF el mes que finalizó cada CERP. Cuando MI es igual a MF solo se coloca MI. . . . .	112
9	Continuación . . . . .	113
10	Lista de los eventos La Niña costera desde el año 1950, según el criterio establecido por el ENFEN. . . . .	127
11	Lista de los eventos El Niño costero desde el año 1950, según el criterio establecido por el ENFEN. . . . .	128
12	Años de quiebre óptimos encontrados para diferente número de puntos de quiebre. . . . .	129



# RESUMEN

La mayoría de hipótesis que intentan explicar patrones en biodiversidad han sido basadas en estudios realizados en ecosistemas terrestres. En comparación con otros ambientes, los patrones de diversidad en especies que habitan el ambiente pelágico se encuentran pobremente estudiadas. El objetivo de este estudio fue investigar cambios temporales y espaciales en la diversidad de taxones que habitan el ambiente epipelágico de la zona norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt. Para lograr esto, se emplearon datos de 90 cruceros pelágicos llevados a cabo por el IMARPE durante 1983 al 2014. Se aplicaron técnicas de re-muestreo con el objetivo de obtener series de riqueza de taxones en función al tiempo (año) y a variables espaciales (latitud, distancia a costa, distancia al talud continental). Métodos geoestadísticos fueron utilizados para obtener la distribución espacial de la diversidad, mientras que técnicas de análisis multivariado, empleando composición de taxones en biomasa como variables, ayudaron a revelar relaciones temporales y espaciales. Si bien los años con mayor riqueza estuvieron asociados al evento cálido del fenómeno El Niño 1997-1998, en promedio una mayor diversidad fue encontrada durante periodos fríos y más productivos en comparación con años cálidos y de menor productividad. A su vez, taxones asociados con masas de agua frías fueron dominantes durante años con alta diversidad. Dos puntos de quiebre temporal fueron identificados en la serie anual de riqueza: 1992 y 1996, lo que evidencia un posible cambio de régimen entre estos años. Espacialmente, la diversidad es más alta en el ambiente tropical al norte de Perú en comparación con aguas más frías donde el afloramiento es más intenso. Se encontraron 8 asociaciones de taxones influenciados por el hábitat y comportamiento de cada uno de estos. Resultados muestran que, en sentido temporal, la productividad y la hipótesis del disturbio intermedio podrían explicar los cambios observados.

**Palabras clave:** *biodiversidad, Corriente de Humboldt, ambiente epipelágico, cambio de régimen, asociaciones de taxones.*

# ABSTRACT

Studies about species diversity in terrestrial ecosystem have been the main source of several hypothesis trying to explain patterns in biodiversity. In contrast to other environments and species, patterns of nektonic species diversity dwelling the pelagic environment are not studied widely. The aim of this study was to investigate temporal and spatial changes on taxa diversity in the epipelagic zone of the Northern Humboldt Current System, one of the most productive marine ecosystem in the world. In order to achieve this, we used data from 90 pelagic surveys carried out by IMARPE during 1983 – 2014. Bootstrapping procedures was applied to estimate temporal (annual) and spatial (latitude, distance to the coast and distance to the shelf break) series of taxa richness. Geostatistical analysis was employed to obtain spatial distribution of taxa diversity while multivariate analysis, using taxa composition in biomass as variables, was applied to find temporal and spatial relationships. In contrast to we expect, while highest diversity years were associated with 1997-1998 El Niño phenomenon, a higher biodiversity during cold (more productive) when compared with warm (less productive) period. At the same time, taxa associated with cold water masses was dominant during high diversity years. Two breakpoints were found in 1992 and 1996, making evident a possible regime change. Spatially, biodiversity is slightly higher in the tropical pelagic ecosystem in northern Peru than in the colder part of the Peruvian coast where the coastal upwelling is in play. We found eight taxa assemblages influenced by habitat and behavior of each taxon. Results show, in a temporal sense, that productivity and intermediate disturbance hypothesis could be the main reason to explain the observed changes in taxa diversity.

**Keywords:** *biodiversity, Northern Humboldt Current System, epipelagic zone, regime change, taxa assemblages.*

# Capítulo I

## INTRODUCCIÓN

La biodiversidad marina difiere con paradigmas y patrones encontrados para ecosistemas del ambiente terrestre, y nuestro entendimiento de su rol y regulación se encuentra muy atrasado si la comparamos con la biodiversidad de este último ambiente (Heip *et al.*, 1998). Tarazona *et al.* (2003) realizaron una revisión del estado de la investigación en biodiversidad marina en el Perú, donde señala los principales obstáculos para desarrollar investigación en este campo (e.g. recursos humanos, falta de inventarios, nuevas tecnología para el monitoreo, entre otros) y al mismo tiempo mencionaron que, en comparación con ambientes terrestres, el progreso en incrementar el conocimiento y conservación del ecosistema marino peruano ha sido muy lento. Ya han pasado más de trece años desde la publicación de este artículo y, en comparación con otras áreas, pocos estudios orientados a estudiar la biodiversidad en el ambiente marino se han llevado a cabo desde entonces, menor aún si nos referimos a temas en biogeografía (e.g. Paredes *et al.* (2016); Ayón y Correa (2013); Yupanqui *et al.* (2007)).

La biodiversidad de un ecosistema marino tiene un rol importante en su estructura y función, e información sobre biodiversidad está siendo cada vez más utilizada en estrategias de manejo para la conservación de distintas especies. El necton pelágico de la zona norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt (ECH), ubicado frente a Perú, es especialmente importante debido a su alta productividad en términos de peces por unidad de área, siendo la mayor en el mundo (Chavez *et al.*, 2008). Esta alta productividad de peces viene en su mayoría de una especie: Anchoqueta (*Engraulis ringens*), principal especie objetivo de investigación en este ecosistema para los últimos años. Dentro de las investigaciones más importantes en temas de biodiversidad, Fréon *et al.* (2009) analiza la biodiversidad funcional de este ecosistema, encontrando un mayor número de

especies para grupos de nivel trófico altos (e.g. aves, tiburones) y bajos (e.g. diatomeas, dinoflagelados) en comparación con los intermedios (e.g. pequeños pelágicos). Por otro lado, Vildoso *et al.* (1999) presentaron una descripción detallada de los principales peces marinos de este ecosistema y sus preferencias por hábitats, y Chirichigno (1998) publicó la clave de identificación de peces marinos más utilizada hasta la actualidad. En cuestiones de fluctuaciones temporales, Bouchon *et al.* (2001) analizaron cambios en la diversidad de especies epipelágicas entre 1994 y 1998 con datos provenientes de la pesquería, la cual opera principalmente en los primeros 40 metros de profundidad, encontrando una ligera mayor diversidad para meses afectados por el fenómeno El Niño 1997-1998.

En la literatura existen una variedad de artículos dedicados a explorar tendencias espaciales de biodiversidad, y una serie de hipótesis que intentan explicarlas han sido propuestas. Entre los patrones más conocidos se encuentra la relación entre la riqueza de especies y la latitud, donde se estipula que la riqueza de especies decrece desde bajas a altas latitudes (Brown y Lomolino, 1998). Este patrón es considerado unimodal, alcanzando un máximo en el ecuador y disminuyendo conforme se acerca a los polos para ambos hemisferios, lo cual parece ser el caso para la mayoría de especies terrestres (Kaufman, 1995; Gaston, 2000) y también reportado para especies marinas (Sanders, 1968; Hillebrand, 2004). Sin embargo, Chaudhary *et al.* (2016) observaron una bimodalidad en el gradiente latitudinal de la riqueza de diferentes grupos de especies marinas (peces, Gastrópodos, Hidrozoos, Ofiuros, algas rojas, tiburones, esponjas, Anfípodos, corales), ubicándose estas modas a latitudes medias ( $\sim 20^\circ$ ) y siendo la moda del hemisferio norte mayor a la del sur.

Otro patrón espacial relevante en el ambiente marino es la disminución de la riqueza conforme aumenta la distancia a costa (Gaston y Spicer, 2004) a una profundidad constante. Dentro de los pocos estudios realizados que estudien este último patrón se puede mencionar a Johnson *et al.* (2011) y Jain (1990). Johnson *et al.* (2011) exploraron esta relación para comunidades de zooplankton y necton pelágico en el Golfo de Maine y encontraron evidencias del patrón en referencia para diferentes índices de diversidad

como riqueza, equitabilidad y el índice de Shannon. Por otro lado, Jain (1990) también estudió esta relación pero a una pequeña escala espacial (hasta una distancia de 5 km), y esta es la probable razón por la que no encontró cambios significativos en la riqueza de especies en función a la distancia a costa.

Los patrones en función a la distancia al talud continental aún están inexplorados, sin embargo, los análisis realizados diferenciando la biodiversidad del ambiente nerítico y oceánico pueden dar algunas conclusiones. Beaugrand *et al.* (2000) reportaron una mayor riqueza taxonómica en zonas neríticas para una comunidad de copépodos en el Atlántico norte. Además, Morato *et al.* (2010) indican una ligera mayor diversidad en zonas neríticas en comparación a las oceánicas, y además consideraron a las montañas marinas como puntos calientes o 'hotspots' de biodiversidad. Por otra parte, Johnson *et al.* (2011) detectaron cambios en una comunidad de zooplacton del Atlántico norte entre el ambiente nerítico y oceánico, y además reportan una mayor diversidad en la zona donde se ubica el talud continental, atribuyendo esto a que en esta zona confluyen aguas frías y cálidas con especies características de cada uno de estos ambientes.

Por otro lado, en comparación con los patrones espaciales, las tendencias temporales de biodiversidad han sido menos exploradas debido a una serie de factores como variaciones en el error de medición y cambios sistemáticos en métodos de muestreo, principalmente (Dornelas *et al.*, 2012). Collie *et al.* (2008) analizaron cambios en la composición de especies en más de 40 años para una zona del Atlántico norte, donde observaron un aumento en la diversidad taxonómica que estaría relacionada con la temperatura, el Índice de Oscilación del Atlántico Norte y la concentración de clorofila. Beaugrand *et al.* (2002) evidenciaron un aumento de especies de copépodos asociados a aguas cálidas y una disminución de copépodos propios de aguas frías en el Atlántico norte en casi 60 años, asociando este cambio a un aumento de temperatura durante los últimos años de su estudio. Sin embargo, es difícil encontrar series de tiempo tan largas como las mencionadas para el ambiente pelágico.

Explicar el por qué de los patrones expuestos ha sido tema de interés de muchos ecólogos desde hace ya varios años. Willig *et al.* (2003) realizaron una revisión de una serie

de teorías propuestas tratando de explicar patrones espaciales de riqueza de especies, desde un enfoque evolutivo hasta un enfoque poblacional, sin embargo, ninguna de estas ha ganado una aceptación de toda la comunidad científica. Entre las más relevantes se puede mencionar a la relación área-número de especies, hipótesis de productividad, disturbio intermedio, energía, entre otras. Algunas de las teorías mencionadas para la escala espacial también pueden ser aplicadas para tendencias temporales en biodiversidad. Por ejemplo, similar a la relación área-riqueza, existe la relación del tiempo después de un gran disturbio con la riqueza, la cual tiende a ser asintótica (Rosenzweig, 1995). La diversidad de especies no es lo único que varía, si no también las asociaciones que forman entre ellas. Una asociación de especies consiste en un grupo de especies que tienden a ser encontradas juntas. En diferentes ecosistemas marinos se ha investigado este tipo de asociaciones principalmente por su importancia para la pesquería, debido a que tiene una importante influencia en la captura incidental. Eissn *et al.* (2014) analizaron datos provenientes de la pesquería para encontrar asociaciones en el ambiente pelágico del sur del ecosistema de Benguela, mientras que Morrison *et al.* (2010) realizaron lo propio para el ecosistema de California, encontrando 28 asociaciones altamente influenciadas por la profundidad. Koslow *et al.* (2013), utilizando ya datos provenientes desde cruceros científicos, encontraron asociaciones de especies influenciadas altamente por su hábitat (e.g. mesopelágicos, epipelágicos, costeros) en el ecosistema de California, mientras que, en un ambiente demersal, Johannesen *et al.* (2012) reportaron 8 principales asociaciones influenciadas por la profundidad y temperatura en el Mar de Barents. Para el ECH no existe aún un estudio orientado a demostrar si existen asociaciones de especies en el ambiente pelágico. Un conocimiento en este tema podría contribuir a un manejo ecosistémico de las pesquerías que operan en el ECH.

Al observar un vacío de conocimiento sobre la dinámica temporal de la biodiversidad y patrones biogeográficos en el ambiente epipelágico del ECH, el presente estudio se centró en investigar las variaciones en tiempo y espacio de la diversidad de taxones de la fauna que habita el ambiente epipelágico de la zona norte del ECH ubicado frente a Perú. Se emplearon datos de composición de taxones en biomasa desde 1983 al 2014,

provenientes de una fuente de datos estandarizada como lo son los cruceros científicos, evitando así posibles sesgos que puedan provocar otras fuentes de datos como los de la pesquería, la cual se centra en capturar solo ciertas especies. Se intenta responder las siguientes preguntas: (i) ¿han habido cambios en la diversidad gamma y beta temporal desde 1983 al 2014?, (ii) ¿cuál es la tendencia de la riqueza de taxones en función a la latitud, distancia a costa y distancia al talud?, (iii) ¿hay cambios en la composición de taxones en función a latitud, distancia a costa y distancia al talud?, (iv) ¿existen taxones indicadores para determinadas áreas geográficas?, (v) ¿cuáles son las áreas de mayor riqueza de taxones? y (vi) ¿existen asociaciones de taxones en este ambiente?.

Para responder las preguntas propuestas, primero se realiza la clasificación taxonómica de todos los taxones registrados, para luego emplear métodos de re-muestreo y así hallar un valor de riqueza de taxones a escala anual y espacial. Posibles puntos de quiebres en la serie temporal de riqueza son analizados, lo cual podría evidenciar un posible cambio de régimen. Para analizar los cambios en la composición de taxones se emplean métodos multivariados, identificándose además taxones indicadores de determinadas áreas geográficas. Para complementar esto, métodos geoestadísticos son utilizados con el fin de identificar áreas con mayor diversidad y su variación durante periodos de tiempo propuestos. Por último, se investiga si existen asociaciones de taxones en base a su co-ocurrencia. Se discuten los resultados obtenidos con las condiciones oceanográficas observadas durante el mismo periodo de tiempo y se comparan los resultados con las hipótesis sobre cambios en diversidad de especies más relevantes.

Este es el primer estudio en Perú que analiza los cambios espacio-temporales de la biodiversidad en el ambiente epipelágico a partir de una fuente de datos estandarizada y es un aporte más al campo de la biogeografía marina en general. Se espera que este trabajo sea base para futuros estudios relacionados con el ambiente pelágico y su biodiversidad.

## Capítulo II

# MARCO TEÓRICO

Este capítulo definirá de manera concreta los conceptos y temas esenciales para el correcto entendimiento del presente estudio. Se inicia con la definición de biodiversidad y el aspecto en el cual me enfocaré, luego se expondrán algunas consideraciones biogeográficas e hipótesis que intentan explicarlos. Por último, se dará un breve resumen de los aspectos a considerar en el ambiente epipelágico y, en especial, del Ecosistema de la Corriente de Humboldt.

Antes de pasar a definir lo mencionado, es importante precisar a qué nos referiremos como ‘comunidad’.

**Comunidad.** Este concepto puede ser aplicado a diferentes escalas espaciales y puede, algunas veces, estar limitado a grupos específicos de organismos que son distinguidos por su cercanía taxonómica o su rol en un ensamblaje de especies. Por lo tanto, aunque el término ‘comunidad’ puede referirse al total ensamblaje de organismos vivientes encontrados en un lugar dado e interactuando en una variedad de formas, también puede ser usada en un sentido más limitado (Cox *et al.*, 2016). Esta definición permite delimitar la comunidad con la cual trabajaremos, la cual es definida en la sección de Materiales y Métodos.

### 1 BIODIVERSIDAD

#### 1.1 Definición

Biodiversidad es un término que puede ser conceptualizado desde diferentes puntos de vista dependiendo del grupo de investigadores (e.g. taxónomos, agrónomos, economistas), y como consecuencia de esto se han reportado hasta 85 definiciones de este término en la bibliografía (DeLong, 1996). Para propósitos de este estudio tomaremos



la definición del término ‘Biodiversidad’ o ‘Diversidad Biológica’ dada por United-Nations (1992) en el Convenio sobre Diversidad Biológica:

*Por ‘diversidad biológica’ se entiende la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas*

Esta definición engloba a organismos vivientes, procesos bióticos y abióticos. Por otro lado, otras definiciones consideran que biodiversidad es solo un componente (biótico) de la diversidad ecológica (DeLong, 1996), concepto con que tradicionalmente los ecólogos se han relacionado. La diversidad de especies es la representación más utilizada de la diversidad ecológica, pero no es la única ya que amplitud de nicho y diversidad de hábitats son también considerados componentes claves de la diversidad ecológica (Hamilton, 2005).

No se entrará en discusión detallada sobre las diferentes definiciones que existen para el término ‘Biodiversidad’ dado que no es objetivo de este estudio.

## 1.2 Elementos

Gaston y Spicer (2004) definen tres elementos de biodiversidad: diversidad genética, de organismos y ecológica (Tabla 1). Nos centraremos en la diversidad de organismos, dado que es de interés en este estudio.

Tabla 1: Elementos de la biodiversidad y ejemplos. Tomado de Gaston y Spicer (2004).

Diversidad Genética	Diversidad de Organismos	Diversidad Ecológica
Poblaciones	Dominios	Biomás
Individuos	<i>Phyla</i>	Bioregiones
Cromosomas	Familias	Paisajes
Genes	Género	Ecosistemas
Nucleótidos	Especies	Hábitats
	Subespecies	Nichos
	Poblaciones	Poblaciones
	Individuos	

**Diversidad de organismos.** Engloba toda la jerarquía taxonómica y sus componentes, desde individuos hasta poblaciones, sub-especies y especies, géneros, familias y demás (Gaston y Spicer, 2004). Estas categorías taxonómicas forman una secuencia anidada en la cual todos los elementos de categorías inferiores son un ejemplo (o miembro) de cada elemento de las categorías superiores. Históricamente, las especies son las unidades descriptivas fundamentales del mundo viviente y normalmente el término biodiversidad es utilizado de manera errónea como sinónimo de diversidad de especies, y en particular de 'riqueza de especies'. Sin embargo, también se pueden abordar temas en biodiversidad mediante la diversidad de taxones (e.g. Mabidi *et al.* (2017); Beaugrand *et al.* (2000)), que es el aspecto en el que se enfocará este estudio.

Aquí es importante recalcar algunos conceptos:

**Taxones.** Plural de taxón. Un taxón es un grupo de organismos emparentados, que en una clasificación taxonómica dada han sido agrupados, asignándole al grupo un nombre en latín y un tipo. A su vez, a estos taxones se les asigna una categoría taxonómica. Por ejemplo, se habla del taxón Rosaceae, mientras que su categoría taxonómica viene a ser Familia.

**Asociación de taxones.** Un grupo de organismos pertenecientes a un número de diferentes taxones o, en particular, especies que co-ocurren en la misma área e interactúan a través de relaciones tróficas y espaciales. Normalmente se observa en una comunidad que algunos organismos tienden a estar mezclados en grupos, o asociaciones, dentro de una comunidad, cuya relativa estabilidad sugiere que los diferentes taxones están en equilibrio, tolerando o hasta quizá fortalecidos por la presencia de otras (Cox *et al.*, 2016).

### 1.3 Escalas

La diversidad de taxones, como otros patrones en ecología, varía con la escala en la cual se trabaje. Respecto a la escala espacial, la diversidad de taxones es dividida en tres categorías (Whittaker, 1960, 2015; Ormond *et al.*, 1997; Brown y Lomolino, 1998;

Magurran y McGill, 2011). **Diversidad alpha.** Se refiere a la riqueza de taxones de una comunidad ecológica local, es decir, el número de taxones recolectado en un área estandarizada (e.g. una hectárea, un kilómetro cuadrado). Este tipo de diversidad se basa en que, a pequeñas escalas, todas las especies interactúan y compiten por recursos similares. **Diversidad beta.** Se refiere al grado de diferenciación de comunidades a lo largo de gradientes de hábitats. Esta diferenciación se relaciona principalmente con los cambios en la composición de taxones. **Diversidad gamma.** Se refiere a la riqueza total de un área geográfica de gran extensión, como un bioma o un continente. Este tipo de diversidad refleja la influencia combinada de diversidad alpha y beta, por lo que será mayor cuando haya muchas especies en comunidades locales y un alto cambio en la composición de taxones entre hábitats.

Las comunidades también son temporalmente dinámicas y se puede aplicar los mismos conceptos expuestos para la escala espacial. La variabilidad de la composición de taxones en el tiempo es equivalente a la de espacio y puede ser denominada como **diversidad beta temporal** (Magurran, 2004). El estudio de este componente contribuye al mejor entendimiento de algunas propiedades intrínsecas de comunidades, como estabilidad, resiliencia, resistencia, persistencia, y puede ayudar a entender e identificar las respuestas de una comunidad a disturbios naturales o antropogénicos (Sanches *et al.*, 2011). Así mismo, el cambio temporal de la diversidad gamma, representado por la variación temporal de la riqueza de especies de un área geográfica estandarizada, también ha sido explorado (Bonecker *et al.*, 2013).

#### 1.4 Métodos de cuantificación

Existe la necesidad de medir y cuantificar la biodiversidad para poder evaluar sus variaciones en tiempo y espacio, dónde ocurre y qué procesos la mantienen. Una sola medida de biodiversidad no sería adecuada para resumir la complejidad de su definición. Esencialmente, como ya se ha explicado, muchas de las medidas de diversidad de especies, y taxones en general, tienen dos componentes: (i) el número de entidades, y (ii) el grado de diferencia entre estas entidades. Expuesto lo anterior, uno tiene que tener en mente

que dos taxones pueden diferir en una infinidad de maneras (en el sentido bioquímico, biogeográfico, genético, etc.), por lo que se debe tener claro qué es lo que se quiere comparar al momento de elegir un índice de diversidad.

Han existido dos enfoques para medir la diversidad de especies y taxones en general, las cuales incorporan información sobre el número de taxones (riqueza) y la abundancia relativa de cada uno de ellos (Hamilton, 2005). A partir de esto, se han propuesto una variedad de índices de diversidad tratando de tomar en cuenta estas características (Magurran y McGill, 2011), y en muchos casos estos índices no tienen un significado ecológico claro. Para propósitos de este trabajo es suficiente dar a conocer que, en la mayoría de comunidades, casi la totalidad de los índices de diversidad comúnmente utilizados están altamente correlacionados con la riqueza de especies (Brown y Lomolino, 1998) (Figura 1), motivo por el cual este último índice, para el caso de taxones (riqueza de taxones), será el empleado para análisis posteriores.

La riqueza es el índice de biodiversidad más utilizado con fines de conservación y existen varias razones para hacer esto:

- *Aplicación práctica.* La riqueza de especies es medible en la práctica, dado que diferentes personas pueden hacerlo, hasta cierto punto, en un taxón dado, en un área dada y en un momento determinado.
- *Información existente.* Se ha registrado a lo largo de la historia una gran cantidad de información sobre este tema. Mucha de esta información está disponible en la literatura, museos, colecciones y últimamente muchas bases de datos se han creado para tomar cuenta de estos registros.
- *Sustitución.* La riqueza de especies puede actuar como una medida sustituta para muchas otras clases de variación en biodiversidad. Esto quiere decir, en cierta medida, que la riqueza de especies puede estar relacionada directamente con la diversidad genética, de organismos y ecológica (Gaston y Spicer, 2004) (Figura 1).
- *Amplia aplicación.* Especie como unidad de biodiversidad es vista comúnmente también como unidad de manejo, legislación y de tradición. Para una gran cantidad

de personas, variación en biodiversidad es vista como la variación en la riqueza de especies.

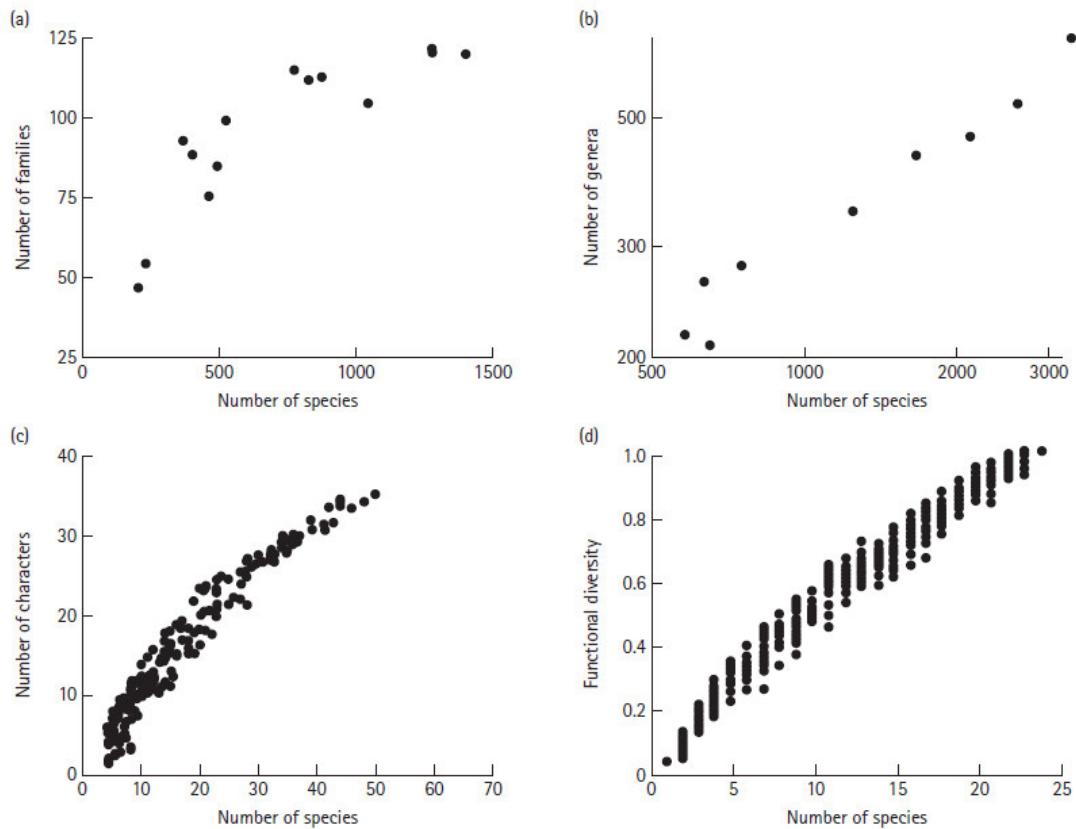


Figura 1: Relación entre el número de especies y (a) Número de familias para moluscos bentónicos del Pacífico este, (b) número de géneros para hongos de áreas del Reino Unido, (c) número de caracteres de abejorros y (d) diversidad funcional en plantas de la Patagonia. Se observa una relación directa entre el número de especies y otras medidas de diversidad. Tomado de Gaston y Spicer (2004).

Sin embargo, existen algunas limitaciones al considerar la riqueza como medida de biodiversidad:

- *Definición de especie.* La principal dificultad es la falta de consenso acerca de qué constituye una especie (Gaston y Spicer, 2004). Existen en la literatura una gran cantidad de conceptos que puede tener la palabra 'especie' (Mallet, 1995), sin em-

bargo, para fines de este estudio y debido a que los científicos que realizan la identificación taxonómica se rigen por criterios morfológicos, el concepto de especie a utilizar es: ‘especies son los grupos más pequeños que son consistentemente y persistentemente distintos, y distinguibles por medios ordinarios<sup>1</sup>’ (Zachos, 2016).

- *Diferentes clases de diversidad.* Nace de la duda al considerar a dos especies morfológicamente diferentes pero taxonómicamente muy similares y dos especies morfológica y taxonómicamente diferentes por igual. Utilizando la riqueza de especies como medida de diversidad considerará a ambos como si tuvieran la misma diversidad.

Como ya se mencionó, existen una variedad de medidas en biodiversidad aparte de la riqueza de especies, cada una con ventajas y desventajas. Por ejemplo, el índice de Shannon es altamente influenciado cuando existen especies raras en la comunidad, por otro lado, el índice de Simpson tiende a dar más importancia a las especie más abundantes. Para más información acerca de diferentes índices de diversidad revisar Magurran y McGill (2011).

Con fines de analizar la diversidad beta de un ecosistema también se han propuesto una serie de indicadores (Magurran, 2004), sin embargo en este estudio no serán aplicados y abordaremos los cambios en la composición de especies con un enfoque multivariado que será explicado en detalle en capítulos posteriores.

### 1.5 Gradientes espaciales

Algunas regiones tienden a albergar más especies que otras, por la que explicar e identificar los gradientes de estas ha sido tema de gran debate desde hace muchos años. Aquí se expondrán los gradientes más relevantes para fines de este estudio.

#### **Gradiente latitudinal**

Este es quizá el gradiente más conocido, donde se estipula que existe un incremento en la diversidad de organismos vivos desde los polos al ecuador. Esta variación está

---

<sup>1</sup>Se refiere a aparatos que apoyen a la identificación (e.g. microscópios, estereoscópios, entre otros.)

estrechamente relacionada con gradientes en la radiación solar, temperatura, estacionalidad, y una serie de factores que serán discutidos más adelante. Aunque el incremento en la riqueza de especies varía entre grupos taxonómicos, esta tendencia se ha vuelto universal. En la mayoría de los grupos, solo algunas familias y géneros muestran excepciones. Por ejemplo, pingüinos tienden a tener una mayor diversidad cerca a los polos, mientras que plantas como las coníferas tienen su mayor diversidad en latitudes templadas (Myers y Giller, 1988).

### **Gradiente de salinidad**

En muchas regiones costeras, organismos marinos exhiben gradientes locales cuando incrementa o disminuye la salinidad. Casi invariablemente, la diversidad disminuye cuando la concentración de sales disueltas se desvía de lo normal en ambientes marinos (35 partes por millón o ppm). La diversidad en aguas continentales también disminuye cuando las concentraciones de sales van por encima de 2 ppm. Una de las consecuencias de este efecto es que en ambientes como estuarios, donde agua de mar y aguas continentales confluyen, típicamente tienen una baja diversidad, aunque pueden ser altamente productivas y poseer altas densidades de algunas poblaciones (Myers y Giller, 1988).

### **Gradiente de profundidad**

En ambientes acuáticos la diversidad generalmente decrece cuando aumenta la profundidad. Ya que este patrón también podría ser explicado por la temperatura, se asemeja mucho a gradientes de altitud encontrados para ambientes terrestres. Sin embargo, para el caso de la profundidad también se debe considerar la luz y estacionalidad, las cuales decrecen a más profundidad, mientras que la presión incrementa (Myers y Giller, 1988). Por otro lado, se ha reportado que la mayor diversidad no se estima en aguas someras, sino a profundidades medias (forma de domo) (Sanders, 1968; Rex, 1981), por lo que no existe un claro consenso respecto a este patrón.

### **Gradiente de distancia a la costa**

Rapoport (1994) reportó un gradiente en la riqueza de especies en función a la distancia a costa: a menor distancia a costa la diversidad de especies es mayor, considerando

desde 0 a 2000 km de distancia. Sin embargo, otros autores han reportado que no existe un claro patrón (Jain, 1990), aunque con análisis a una menor escala (apenas considerando hasta 5 km de distancia a la línea de costa).

### *1.6 Patrones temporales*

La diversidad de especies varía en tiempo así como también en espacio. De la misma manera, desde un punto de vista temporal la diversidad de especies tiene diferentes escalas de variación. El patrón a diferentes escalas temporales es el mismo: cuando un ecosistema es virgen, inicia con una colonización rápida de diferentes especies hasta cierto punto, para luego quedarse al mismo nivel o incluso disminuir (Myers y Giller, 1988). Este tipo de comportamiento es llamado comúnmente 'Patrón temporal de Preston' (Preston, 1960), muy parecido a la relación área-especie.

En algunas regiones muchas especies son afectadas por cambios estacionales en el ambiente. Por ejemplo, las aves son los animales que realizan migraciones más notorias. Otras especies entran en hibernación y se ausentan del ecosistema por un tiempo. Esto provoca que la diversidad de ciertos grupos taxonómicos varíe a través del año. Este tipo de variación no solo sucede en regiones templadas, si no también en ambientes tropicales aunque no tan pronunciadas (Rosenzweig, 1995).

La naturaleza nunca es constante, así que normalmente un ambiente es afectado por una serie de factores físicos que provocan cambios no solo en la riqueza si no también en la estructura de una comunidad. Por otro lado, grandes 'perturbaciones' o disturbios (e.g. un incendio en un bosque o la separación de continentes) en ocasiones provocan grandes extinciones y por lo tanto reducciones en la diversidad, por lo que la diversidad de una región refleja el balance entre los efectos de las perturbaciones más recientes y severas, y las tasas de regeneración de la diversidad a través de colonización y especiación (Myers y Giller, 1988). En conclusión, para explicar gradientes desde un punto de vista espacial, es indispensable tomar en cuenta cambios a una escala temporal, los últimos eventos de disturbio, extinción, colonización y especiación (estando los últimos en una mayor escala temporal) (Myers y Giller, 1988).



### *1.7 Mecanismos que promueven la biodiversidad*

Existen mas de 30 hipótesis propuestas de mecanismos que promueven biodiversidad, tanto para ecosistemas terrestres como marinos, muchas de estas orientadas a explicar al gradiente latitudinal observado para la riqueza de especies (Willig *et al.*, 2003). Debido a que muchas de estas hipótesis son direccionadas exclusivamente para ecosistemas terrestres, aquí se hará un resumen y solo se considerarán las más relevantes y que también pueden ser aplicadas a ambientes marinos.

#### **Hipótesis del área geográfica**

Aunque mucho años atrás ya se hablaban de mecanismos como este (Terborgh, 1973), fue Rosenzweig (1995) quien lo desarrolló como hipótesis. Se afirma que en los trópicos viven mas especies que en otras latitudes, ya que esta región posee una mayor área. En otras palabras, el número de especies aumenta con el área. Además de esto, con un enfoque de gradiente latitudinal, se afirma que la elevada productividad, junto con las precipitaciones y altas temperaturas en regiones ecuatoriales, producen el gradiente de una mayor riqueza en estas zonas y decrece con aumento de la latitud.

Se puede pensar que cuando el área se incrementa también lo hacen el número de individuos, biomas y provincias biogeográficas dentro de ellas. Además, grandes áreas soportan más poblaciones de especies, reducen la probabilidad de extinción, tienen más probabilidades de contener barreras geográficas para el flujo de genes, lo cual podría mejorar tasas de especiación, poseen hábitats más diversos que favorecen especiación, especialización y adaptación. En general, una mayor área potencialmente soportará más riqueza de especies a una serie de escalas espaciales (e.g. diversidad alpha, beta, gamma).

Existe evidencia que apoya esta hipótesis (Rosenzweig, 1995), sin embargo también existen excepciones. Por ejemplo, Rohde (1997, 1998) no considera al área geográfica como el principal factor que promueva diversidad. Se ha observado que áreas tropicales de poco tamaño de Asia contienen más especies de peces continentales que lo que poseen grandes áreas en zonas templadas. Además de esto, el gran bioma de

aguas profundas, con esencialmente temperatura constante, solo contiene una pequeña fracción de especies que habitan en otras áreas tropicales mucho más pequeñas.

### **Hipótesis de productividad**

Productividad es definida aquí como la productividad primaria bruta, porque a una mayor productividad habrá más alimento y por lo tanto mayor energía para las especies de un ecosistema. La idea de que la energía modula la riqueza viene desde el trabajo de Hutchinson (1959). Tiempo más adelante, Wright (1983) propuso la hipótesis 'energía-especie' como una extensión general de la teoría de 'área-especie' de MacArthur y Wilson (1963). Esta hipótesis afirma que la entrada anual de radiación solar determina la disponibilidad de energía, productividad y biomasa, y puede estar relacionada a la latitud de una manera inversa. Hablando de una manera más general, se creyó que una mayor productividad inducirá una mayor diversidad de especies. Por ejemplo, evotranspiración actual (ETA), índice muy utilizado como medida de productividad, generalmente está correlacionado con la riqueza de especies, pero no para todos los organismos.

Más adelante se llegó a la conclusión que incrementando la productividad también puede deprimir diversidad (Rosenzweig, 1995). Aunque parece existir una relación positiva entre la productividad y la riqueza, esta hipótesis no ha sido considerada como principal causa de patrones observados de diversidad de especies (Brown y Lomolino, 1998). Aunque ambientes altamente productivos pueden mostrar altas riquezas, estos también pueden exhibir bajas riquezas en algunas situaciones (MacArthur, 1972). Además, poca generalidad existe acerca de la forma de la relación entre productividad-riqueza de especie, que también puede ser dependiente de la escala.

A una pequeña escala espacial, experimentos principalmente con plantas han llevado a la conclusión que un aumento en la productividad produce una mayor diversidad hasta cierto punto, para luego disminuir (relación en forma de domo) (Rosenzweig, 1995). Por otro lado, a una mayor escala espacial se ha postulado que un aumento en la diversidad va de la mano con un aumento en la productividad (Meserve y Glanz, 1978). Sin embargo, Abramsky y Rosenzweig (1984) encontraron que a grandes escalas espaciales

la relación en forma de domo también se cumple, principalmente para mamíferos terrestres. Para especies marinas también se ha reportado una relación en forma de domo a grandes escalas espaciales, utilizando como indicador de productividad la profundidad (Rosenzweig, 1995).

### **Hipótesis de la energía del ambiente**

Esta hipótesis considera la entrada de energía solar para crear un ambiente físico que afecta a los organismos a través de su respuesta fisiológica a la temperatura. Para explicar el gradiente latitudinal esta hipótesis se basa en que ambientes a altas latitudes tienen condiciones medias mas alejadas del óptimo del organismo que lo están los organismos a bajas latitudes. Además, ambientes a altas latitudes tienden a ser mas variables y estacionales que los de bajas latitudes (Willig *et al.*, 2003).

Históricamente, altas latitudes evidencian una menor temperatura, inviernos extremos, alta variabilidad interanual y una estación de crecimiento más limitada en comparación con bajas latitudes. Por estos motivos, se puede inferir que estos ambientes son más duros para las especies que los habitan, por lo que se requiere adaptaciones especiales y costosas (Myers y Giller, 1988).

Existe evidencia de una relación directa entre medidas de energía del ambiente y la riqueza de especies. Por ejemplo, evapotranspiración potencial (ETP), una medida de la energía del ambiente, estuvo generalmente correlacionado con la riqueza de especies de árboles, anfibios, reptiles, aves y mamíferos en América del Norte (Currie, 1991).

### **Hipótesis de Rapoport**

La regla de Rapoport es un patrón en la cual el tamaño de los rangos de distribución de especies esta relacionado inversamente a la latitud (Stevens, 1996). Una diversidad de organismos de diferentes *phyla* que habitan ambientes acuáticos y terrestres muestran este patrón (Willig *et al.*, 2003).

Cuando fue propuesta, la regla de Rapoport fue diseñada como un mecanismo que explicará el gradiente latitudinal en la riqueza de especies. Ya que la variación estacional a altas latitudes es grande, organismos con tolerancias climáticas amplias serán favorecidas por selección natural en estas áreas. Una amplia tolerancia no solo permite a los

organismos persistir a través del tiempo en una área en particular, si no también resulta en la posesión de grandes rangos. Por el contrario, organismos de latitudes tropicales generalmente tienen una tolerancia ambiental más acotada y por lo tanto rangos más restrictos. Además, una tolerancia más acotada de organismos tropicales causan que el ambiente sea más heterogéneo desde su perspectiva, y por lo tanto hay más probabilidades que colonicen áreas desfavorables. Sin embargo, la riqueza de especies es aumentada ya que organismos en estas áreas desfavorables son mantenidas gracias a la dispersión de organismos desde áreas favorables (Willig *et al.*, 2003).

La regla de Rapoport es más evidente en el hemisferio norte que en el sur y es menos evidente en los trópicos comparados con zonas templadas (Gaston *et al.*, 1998). Además, algunos taxones que exhiben un marcado gradiente latitudinal de riqueza no muestran la regla de Rapoport (Willig y Gannon, 1997), lo que pone en duda que esta regla sea el principal motivo de los gradientes latitudinales ya descritos.

### **Hipótesis del disturbio intermedio**

La primera hipótesis que uno se podría plantear es que una mayor frecuencia de disturbios provocaría una menor riqueza de especies, esto debido a que pocas de ellas pueden soportar a estas perturbaciones. Sin embargo, se ha observado que lugares con bajas frecuencias de disturbio también contienen pocas especies (e.g. bosques templados). Esto llevó a formular la hipótesis que la diversidad es mayor a niveles intermedios de disturbio (Connell, 1978).

Uno de los ambientes más estudiados para llegar a formular esta hipótesis ha sido el ambiente intermareal (Rosenzweig, 1995), sin embargo también se ha reportado este patrón en otros ambientes (Osman, 1977; Petraitis *et al.*, 1989). Muchas clases de fenómenos ambientales pueden ser catalogados como disturbios para una parte o todo un ecosistema. Por ejemplo, para el ambiente intermareal una o un grupo de olas de inusual magnitud pueden desprender de las rocas a algunos residentes. Para el caso de ambientes terrestres, la tala de árboles grandes puede exponer a plantas más pequeñas a cantidades inusuales de luz solar.

En la literatura ha sido complicado testear la probabilidad de esta hipótesis, sin embargo

se afirma que si se cumpliría para pequeñas escalas espaciales (Rosenzweig, 1995).

### **Competición y Depredación**

Utilizando modelos matemáticos tipo Lotka-Volterra, Parrish y Salla (1970) investigaron las relaciones que existían entre dos especies que competían y el efecto que causaba agregar un predador al ambiente. En un ambiente donde muchas especies compiten y se agrega uno varios predadores que modulan las poblaciones de las especies competidoras, entonces ninguna de esta llegará a dominar ni excluir a otras, por lo que pueden coexistir y por lo tanto promover la diversidad de especies.

Paine (1966) reportó evidencia de este patrón al encontrar una relación directa entre la diversidad de especies y la tasa de depredación en comunidades del intermareal. Así mismo, cuando se removía a los predadores, la diversidad de la comunidad bajo estudio disminuía. Sin embargo, este efecto solo puede causar efecto bajo ciertas condiciones como también fue reportado por Parrish y Salla (1970). Este concepto fue base para implementar medidas de conservación y así proteger a predadores mayores de un ecosistema.

## **2 AMBIENTE PELÁGICO**

El océano cubre el 71% de la superficie de la tierra, con una profundidad promedio de 3800 metros y tiene un volumen total de  $1368 \times 10^6 \text{ km}^3$ . La producción primaria es limitada por la disponibilidad de luz a la capa superficial de pocas decenas de metros llamado la zona eufótica. Dentro de esta zona las tasas de producción son controladas abióticamente por la disponibilidad de nutrientes y el grado de mezcla mediante turbulencia (Angel, 1993).

El ambiente pelágico es el espacio ocupado por dos grupos básicos de organismos. El primer grupo consiste del plancton, los cuales poseen poca capacidad para moverse por voluntad propia y son transportados pasivamente por corrientes marinas. Plantas planctónicas son conocidas como el fitoplancton (e.g. algas) y animales planctónicos son conocidos como zooplancton (e.g. medusas, pequeños crustáceos), ambos en su mayoría de tamaño microscópico. En el zooplancton se distinguen dos tipos de or-

ganismos: primero, aquellos que en todos los estados de su ciclo biológico, viven formando parte del plancton, llamados holoplancton o plancton permanente, grupo al que pertenece la mayor parte de especies planctónicas; segundo, algunos que pasan solo una parte de su vida como formadores del plancton, generalmente de huevos y larvas, y reciben el nombre de meroplancton o plancton temporal (Speight y Henderson, 2010). El segundo grupo de organismos son aquellos capaces de nadar a voluntad: 'necton', donde se encuentran la mayoría de los peces, mamíferos marinos, calamares, entre otros, y pueden tener un alto grado de interacción entre ellos (e.g. competencia). En este ambiente se pueden clasificar cinco capas verticales (Speight y Henderson, 2010) (Figura 2):

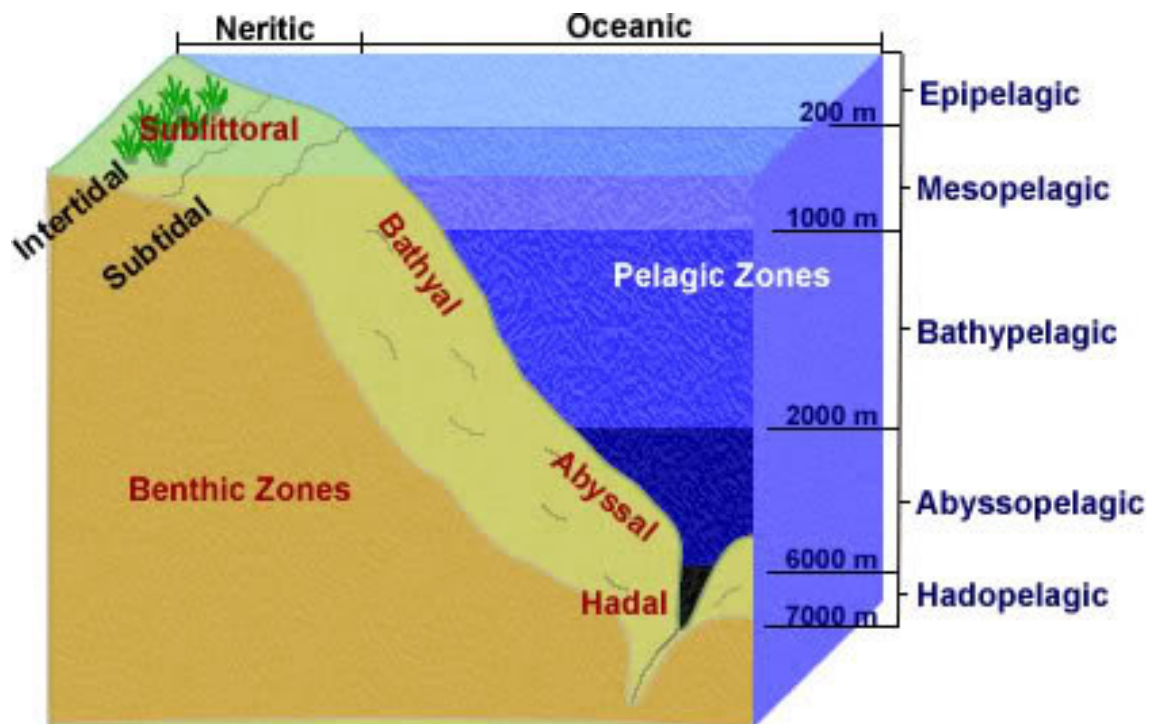


Figura 2: Zonas del ambiente pelágico en función a la profundidad. A su vez, también se muestra la zona sobre la plataforma continental o nerítica, y la zona fuera de esta u oceánica, ambas pertenecientes a la capa epipelágica. Imagen de Google Images.

Zona epipelágica. Desde la superficie a una profundidad de 200 m. Zona que recibe la luz solar que permite la fotosíntesis, permitiendo que se encuentran concentrados una

gran cantidad de organismos. Casi toda la producción del océano se produce en esta capa. La interacción con los vientos mezcla esta capa y permite que el calor del sol sea distribuido verticalmente. Dentro de esta capa se pueden diferenciar dos zonas: *nerítica*, que comprende la columna de agua que se ubica sobre la plataforma continental, y la *oceánica*, que se ubica fuera de la plataforma continental (Figura 2).

*Zona mesopelágica.* Desde los 200 m a 1000 m aproximadamente. Aunque un poco de luz llega a esta zona, no es suficiente para que se produzca la fotosíntesis. Cerca de 500 m de profundidad las aguas se encuentran escasas de oxígeno, sin embargo, algunas especies han logrado adaptaciones que les permite vivir en estas condiciones (e.g. Calamar gigante *Dosidicus gigas*, Mictófidos). Las más grandes concentraciones de biomasa se encuentran en la zona epipelágica y mesopelágica.

*Zona batipelágica.* Desde 1000 m a 2000 m aproximadamente. A esa profundidad el océano está totalmente sin luz solar. No se ha registrado fitoplancton viviendo acá y algunos peces sobreviven consumiendo la 'lluvia de detritus' que cae de la superficie. Especies como el Calamar gigante o el Cachalote *Physeter macrocephalus* pueden llegar hasta esta profundidad.

*Zona abisopelágica.* Desde 2000 m a la zona superior del fondo marino (~6000). Ningún tipo de luz penetra a esta profundidad. Se tiene poca información acerca de organismos que viven a esta zona.

*Zona hadopelágica.* Aguas profundas en fosas marinas. Zona mayormente desconocida, donde pocas especies son conocidas de vivir aquí. Se han registrado organismos cerca de ventanas hidrotermales.

## 2.1 Adaptaciones de organismos

Todos los organismos deben ser adaptados al ambiente donde viven y así cumplir sus necesidades básicas: alimentarse, evitar predadores y reproducirse. La primera adaptación de organismos pelágicos (nectónicos) es la capacidad de moverse en todas las direcciones en un ambiente que es de tres dimensiones. Segundo, considerar que no hay sustratos sólidos que puedan servir de refugio. Por esta razón, la capacidad de nado

es una importante característica para permitir sobrevivir a muchos peces, ayudando a capturar presas y evadir predadores. A su vez, muchos peces son capaces de realizar migraciones en busca de alimentos y zonas de reproducción (e.g. atunes, arenque). Varias formas de camuflaje también son comunes en organismos pelágicos. Por ejemplo, el cuerpo de los peces en este ambiente muestra un gradiente de color, el cual es oscuro en la superficie dorsal a claro en la ventral. Este tipo de coloración les hace difícil de ver, tanto desde arriba como desde abajo.

Muchos organismos (aproximadamente el 50%) en el ambiente mesopelágico realizan migraciones verticales diarias. Al anochecer, peces de esta zona migran de la profundidad (de 500 a 1000 m) a la superficie para alimentarse en zonas con alta producción primaria (zona epipelágica). Antes del amanecer, estos organismos vuelven a aguas profundas donde pueden esconderse mejor de predadores (e.g. atunes). La mayoría de peces que realizan esta migración vertical poseen vejigas de gas que guardan gases y les permiten a los peces flotar prácticamente a cualquier profundidad. Se hipotetiza muchas teorías acerca del motivo de esta migración vertical, siendo una de las más importante la búsqueda de alimento, ya que en ambientes mesopelágicos no existe suficiente alimento para mantener todos los organismos que viven ahí (Angel, 1993). Además, alimentándose en aguas cálidas en la superficie y luego retornando a aguas más frías para digerir la comida, la energía es conservada ya que las tasas metabólicas son menores en ambientes más fríos.

## *2.2 La red trófica pelágica*

Una red trófica es la representación de la transferencia de energía y materiales orgánicos a través de diferentes niveles tróficos. Cada nivel trófico esta compuesto de organismos que obtienen su alimento de una manera similar. La base de cualquier red trófica es el grupo conocido como productores primarios (organismos fotosintéticos que producen material orgánico usando la energía solar), los cuales en el caso del ambiente pelágico viene a ser el fitoplancton. Especies herbívoras del zooplancton que se alimentan de fitoplancton son conocidos como consumidores primarios. Todos los niveles tróficos sigu-



ientes (e.g. zooplankton carnívoro, peces) son consumidores secundarios, terciarios, etc. El número de enlaces en la red trófica puede variar (Figura 3), pero este número tiene un gran impacto sobre la abundancia de predadores que pueden ser mantenidos por un ecosistema.

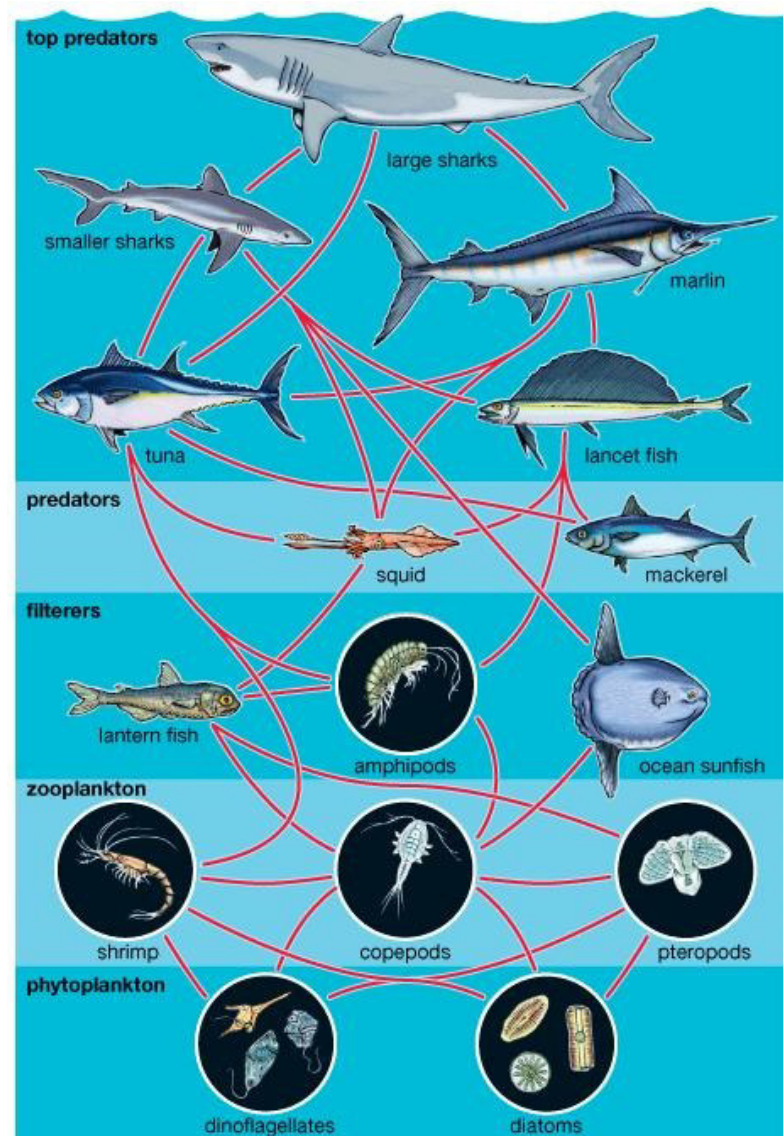


Figura 3: Red trófica en el ambiente pelágico. Tomado de *Encyclopaedia Britannica* [www.britannica.com](http://www.britannica.com).

Cuando los organismos de un nivel trófico se alimentan sobre organismos de un nivel trófico inferior, ellos obtienen energía y nutrientes orgánicos de su presa. Sin embargo,

la transferencia de energía y material orgánico de las presas a los predadores no es muy eficiente, por esta razón solo una fracción de energía y material contenido en organismos en un nivel trófico es transformado en biomasa en el siguiente nivel. Esta fracción (usualmente de 10-15%) es conocida como la eficiencia de transferencia ecológica. Si esta eficiencia es 10%, esto significa que el 90% del material orgánico en un nivel trófico no es transferido al siguiente. En consecuencia, a más niveles tróficos existentes, menos eficiente será la transferencia de energía de productores primarios a predadores superior y por lo tanto una mas alta cantidad de productores serán necesarios para mantener los predadores superiores. Es importante recalcar que no todos los predadores viven en el ambiente pelágico, también se encuentras las aves marinas que se alimentan de pequeños peces, y la flota pesquera (desde un punto de vista ecológico) que 'consume' determinado grupo de especies (Speight y Henderson, 2010).

### **3 ECOSISTEMA DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT**

#### *3.1 Oceanografía*

Este sistema se extiende a lo largo de Chile, Perú y Ecuador, incluyendo en parte las islas Galápagos. Es caracterizado por un intenso afloramiento costero y una alta productividad que varía entre años, particularmente durante las fases de ENOS, y multi-decadalmente para todo el Pacífico (Chavez *et al.*, 2003) y para la zona costera.

La principal corriente superficial va en sentido norte y tiene dos ramas: la Corriente Peruana (CP) y la Corriente Costera Peruana (CCP) (Figura 4). Entre estas la corriente sub-superficial peruano-chilena fluye hacia el sur llevando aguas ecuatoriales por debajo de los 100 m y extendiéndose 250 km fuera de costa. Además, la Extensión Sur de la Corriente de Cromwell (ESCC) fluye cerca de la costa entre 50 a 300 m de profundidad, con una alta cantidad de oxígeno.

En este ecosistema existen cuatro tipos de masas de agua superficiales: Aguas Costeras Frías CCW (14-18°C, 34.9-35 ups), Aguas Subtropicales Superficiales SSW (18-27°C, 35.1-35.7 ups), Aguas Ecuatoriales Superficiales SEW (> 20°C, 33.8-34.8 ups) y Aguas

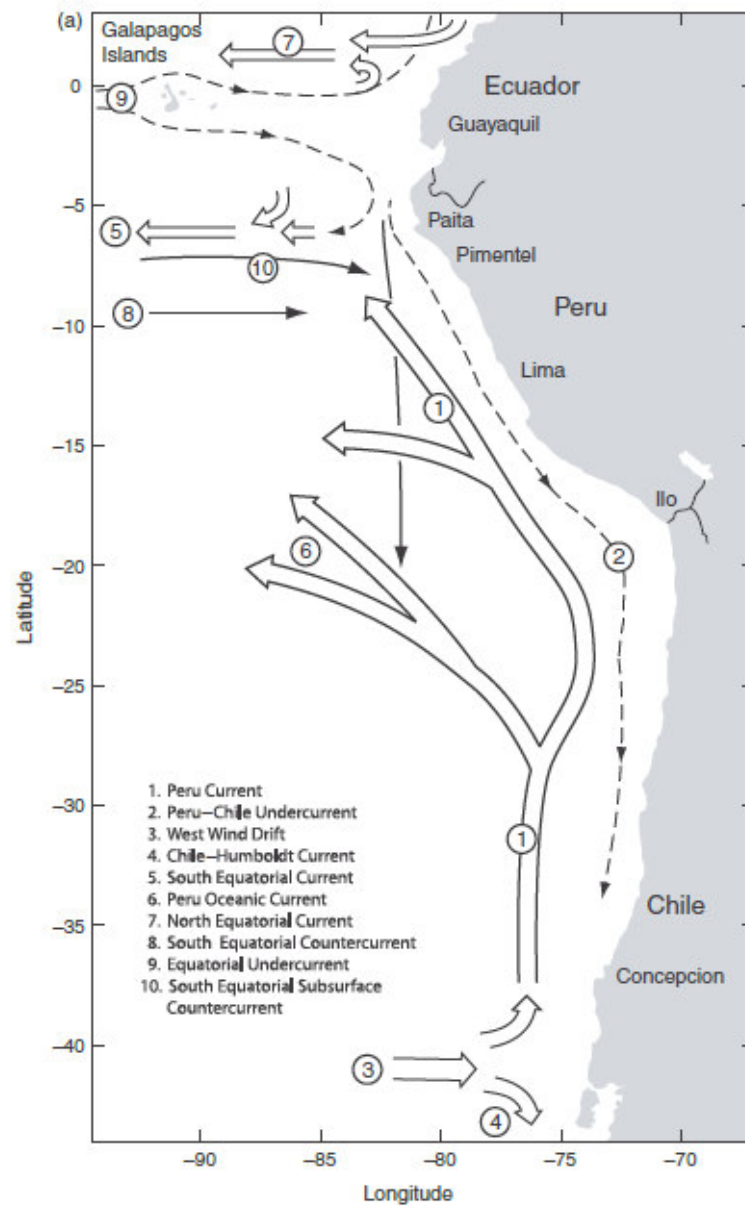


Figura 4: Región del ecosistema de la Corriente de Humboldt, se muestra la circulación de las corrientes. Tomado de Checkley Jr *et al.* (2009).

Tropicales Superficiales ( $> 25^{\circ}\text{C}$ ,  $< 33.8$  ups) (Zuta y Guillen, 1970). El afloramiento del norte es abastecido por aguas de la ESCC entre  $4$  a  $8^{\circ}\text{S}$ , el afloramiento del centro por la CCP y el afloramiento del sur por Aguas Temperadas Subantárticas SATW ( $< 15^{\circ}\text{C}$ ,  $< 34.7$ ). Se ha encontrado que hubo una predominancia de CCW desde la década de

1960 a los inicios de la década de 1970; luego una fuerte influencia de SSW desde estos años a mediados de la década de 1980; y desde entonces una dominancia de CCW.

La zona mínima de oxígeno es una barrera para la distribución vertical de organismos. Durante un evento El Niño, la zona costera central, normalmente hipóxico o anóxico, se vuelve oxigenado debido al fuerte desarrollo de la ESCC, pudiendo estos cambios traer consecuencias sobre las especies que ahí habitan.

### *3.2 El Niño Oscilación del Sur - ENOS*

La variabilidad inter-anual es relativamente fuerte en el Pacífico Ecuatorial del Este debido al ciclo natural del sistema océano-atmósfera llamado El Niño Oscilación del Sur (ENOS). Esta variabilidad, particularmente en el Pacífico central y del oeste, es dominado por el ENOS con periodos de 2 a 7 años.

El ENOS es una fluctuación irregular que involucra todo el Océano Pacífico y atmósfera. Consiste en una interacción inestable entre la temperatura superficial del mar (TSM) y la presión atmosférica, lo cual resulta en alteración de vientos, lluvias, profundidad de la termoclina, circulación de corrientes y en la productividad biológica, así como también en la alimentación de algunos peces y su reproducción.

Eventos El Niño ocurre en intervalos de 2 a 7 años y es caracterizado por vientos débiles, una termoclina mas profunda y altas TSM en el Pacífico Ecuatorial del Este. La fase opuesta de El Niño, llamado La Niña, es caracterizada por fuertes vientos, una termoclina somera y TSM más frías (Figura 5). Desde 1970, los eventos El Niño más importantes ocurrieron en 1972-73, 1982-83 y 1997-98, mientras que eventos La Niña más importantes fueron en 1970-71, 1973-74, 1975-76, 1988-89 y 1998-99.

La variabilidad en el Pacífico tropical fue relativamente baja durante los inicios de 1990, excepto por un evento El Niño débil en 1991-92. Se describe a este prolongado periodo de temperaturas superficiales cálidas y vientos débiles como 'anómalo' porque la moda decadal de variabilidad fue más fuerte que la moda del ENOS en el Pacífico tropical por este tiempo.

Se ha reportado algunos de los efectos que causó El Niño 1982-83 sobre el ecosistema,

viéndose que el afloramiento costero frente a Perú continuó, pero la termoclina se profundizó tanto que solo aguas cálidas y con poca cantidad de nutrientes fueron afloradas. Este cambio en el afloramiento trajo consigo una reducción en el fitoplancton, lo cual fue más pronunciado incluso durante El Niño 1997-98, sin embargo, la comunidad de recuperó apenas lo vientos comenzaron a aumentar luego del evento.

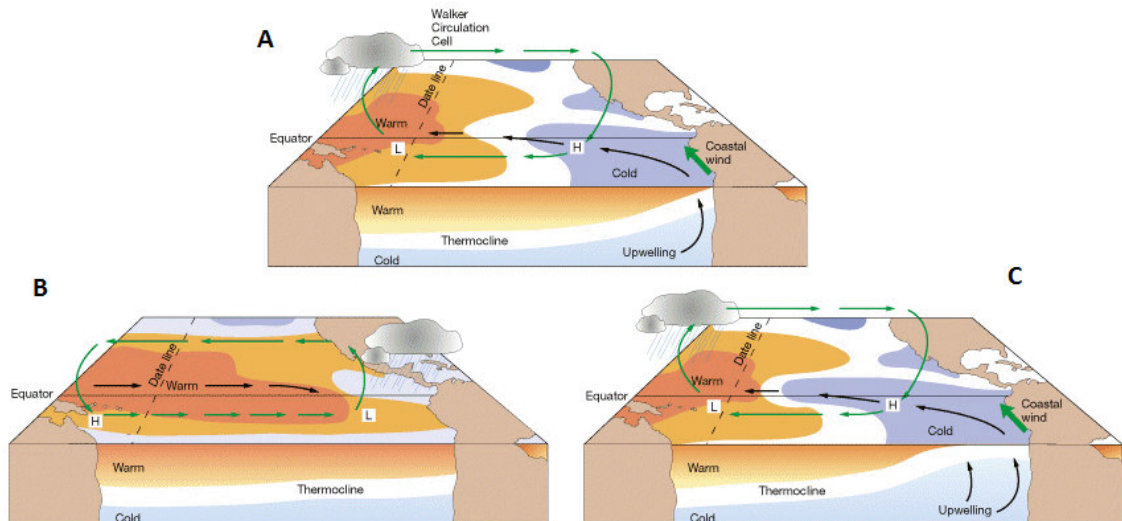


Figura 5: Fases ENOS: neutral (A), El Niño (B) y La Niña (C).

El Niño 1982-83 también tuvo consecuencias sobre algunos stocks del ecosistema de la Corriente de Humboldt. Por ejemplo, la merluza *Merluccius gayi peruanus* se profundizó por debajo del talud continental para permanecer en aguas frías profundas, los langostinos y la Sardina se movieron más al sur lo que se vio reflejado en las capturas por puerto, el Jurel se acercó a la costa en busca de Eufáusidos, su principal alimento por esos años (Alegre *et al.*, 2015), y a su vez fue más vulnerable a la pesca, y la Anchoveta colapsó debido a la falta de alimento y condiciones ambientales desfavorables. Por otro lado, eventos como La Niña causan efectos positivos en especies como la Anchoveta, donde expande su distribución espacial, aumenta su condición somática y favorece su reproducción, pero trae efectos negativos en especies de aguas cálidas (e.g. Jurel, Caballa), limitando su distribución por fuera de la plataforma. En general, estos eventos causan cambios en todo el ecosistema, el cual puede volver a su estado inicial una vez que el

fenómeno ha culminado (Fiedler, 2002).

### 3.3 Variabilidad decadal

Cuando se habla de escala 'decadal' se refiere a la variabilidad en una escala más grande que la del ENOS, aproximadamente entre los 10 a 30 años. La Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) (Mantua *et al.*, 1997) es un patrón de variabilidad climática espacial persistente (20 a 30 años) que abarca todo el Océano Pacífico. Mantua *et al.* (1997) describen manifestaciones de este evento entre 1890 y 1924 (fase fría), entre 1925 y 1946 (fase cálida), entre 1947 y 1976 (fase fría) y finalmente de 1977 a mediados de la década de los noventa (fase cálida) (Figura 6). A partir de inicios de los 90 se puede evidenciar un inicio de fase fría (Espino y Yamashiro, 2012).

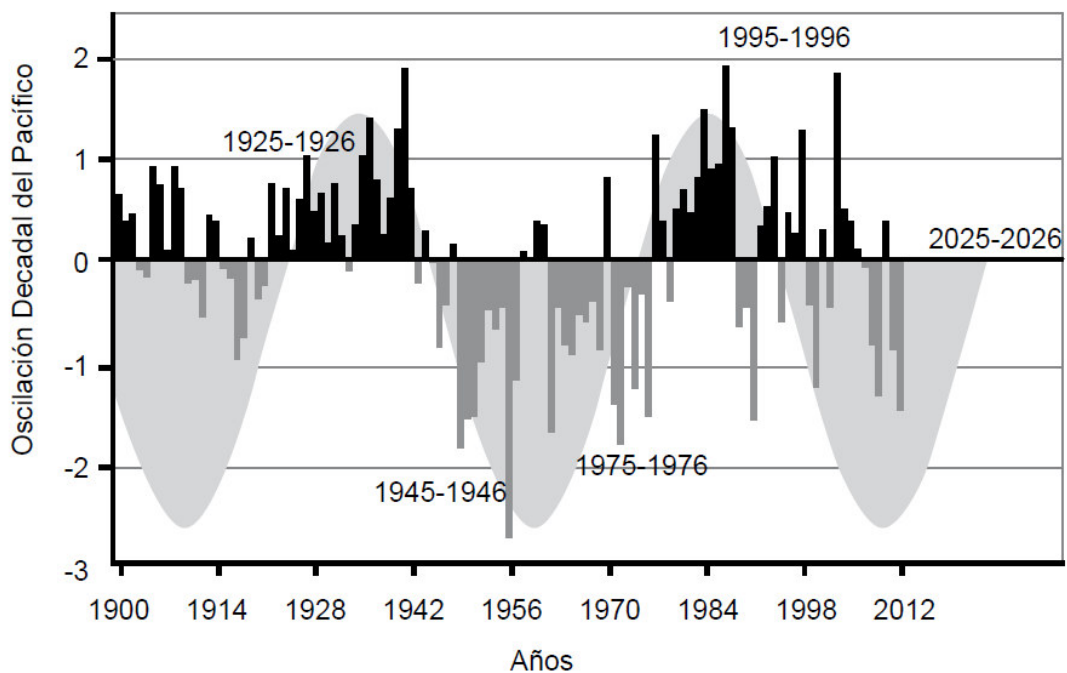


Figura 6: Oscilación Decadal del Pacífico. Se muestran periodos cálidos (positivos) y fríos (negativos). Tomado de Espino (2013).

Los efectos biológicos de la variabilidad climática a una escala decadal ha sido analizada solo cuando hay suficientes datos para hacerlo. Para el caso del Pacífico Ecuatorial Este

uno de los estudios más citado es el de Chavez *et al.* (2003), donde acuña los términos ‘El Viejo’ para los periodos cálidos donde la Sardina fue dominante y ‘La Vieja’ para los periodos fríos donde la Anchoveta tomó mayor importancia. Para Jurel *Trachurus murphyi*, Espino (2013) asocia cambios en las biomásas de esta especie con la PDO, siendo abundante para la última fase cálida y disminuyendo para la fase fría que inició a mediados de la década de los 90.

### 3.4 Principales especies pelágicas

Se mencionarán brevemente algunas características de las especies más importantes (en abundancia) del Ecosistema de la Corriente de Humboldt:

Anchoveta *Engraulis ringens*. Ampliamente distribuida frente a la costa oeste de Sudamérica. Frente a Perú se identifican dos unidades poblacionales o Stocks: Norte-Centro (del 4°S al 15°S) y Sur (del 16°S al norte de Chile) (Pauly y Tsukayama, 1987). Esta especie es asociada con CCW y TSM de 14-22 °C y salinidad de 34.9 a 35.1 ups. Bajo condiciones normales, se encuentra distribuida cerca de la costa durante primavera y verano, y expande su distribución fuera de la costa en invierno. Durante eventos El Niño se concentra muy cerca a la costa y muestra un movimiento hacia el sur.

Sardina *Sardinops sagax*. Tiene una amplia distribución en el Pacífico Sur Este, incluyendo frente a Perú en SSW con temperaturas de 19 a 22 °C y salinidades de 35 a 35.3 ups. En general, la distribución de los adultos es fuera de la plataforma y de la zona de afloramiento y los juveniles son distribuidos en la misma área costera que la Anchoveta. Extiende su distribución durante periodos cálidos, donde es encontrada cerca a la costa en altas densidades.

Jurel *Trachurus murphyi* y Caballa *Scomber japonicus*. Especies transzonales ampliamente distribuidas frente a Perú y Chile. Ambas especies frecuentemente son capturadas en las mismas áreas y están asociadas a SSW. Sus mayores abundancias se registraron antes de 1990 y durante algunos años de la década de los 2000.

## Capítulo III

# HIPÓTESIS

- Durante 1983 al 2014 se han producido cambios en la diversidad de taxones del ambiente epipelágico del mar peruano.
- La diversidad de taxones del ambiente epipelágico varía en función a la latitud, distancia a costa y distancia al talud continental.
- Existen taxones del ambiente epipelágico indicadores de determinadas áreas geográficas en el mar peruano.
- Existen asociaciones de taxones en el ambiente epipelágico del mar peruano.



# Capítulo IV

## OBJETIVOS

### 1 OBJETIVO PRINCIPAL

- Determinar las variaciones espaciales y temporales de la diversidad de taxones del ambiente epipelágico del mar peruano.

### 2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar los taxones capturados por los Cruceros de Evaluación de Recursos Pelágicos.
- Determinar la variación temporal de incidencia de los diferentes taxones identificados del ambiente epipelágico.
- Determinar la incidencia espacial de los diferentes taxones identificados del ambiente epipelágico.
- Determinar las variaciones de la diversidad de taxones del ambiente epipelágico en función al año, latitud, distancia a costa y talud continental.
- Identificar puntos de quiebre temporales en la riqueza de taxones del ambiente epipelágico.
- Definir taxones indicadores de áreas geográficas del ambiente epipelágico.
- Identificar áreas de mayor riqueza de taxones del ambiente epipelágico.
- Identificar asociaciones de taxones del ambiente epipelágico.

# Capítulo V

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 1 ÁREA DE ESTUDIO

El área bajo estudio se encuentra localizado frente a Perú, comprendiendo desde 0 a 80 millas náuticas (mn) de distancia a la costa. Los límites latitudinales son desde 3°24'S hasta 18°21'S. En lo que respecta a la profundidad, se consideraron a los primeros 200 metros que comprende a la zona epipelágica.

El área delimitada abarca la zona norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt, donde confluyen masas de agua oceánicas, tropicales provenientes del Ecuador y la masa de agua fría conocida como Corriente Costera Peruana (CCP), lo que la hace una región de dinámica compleja. Esta área también es afectada por fenómenos como El Niño o La Niña a una escala interanual y El Viejo y La Vieja a una escala decadal (Chavez *et al.*, 2003).

### 2 MUESTREO

Se han considerado 90 Cruceros de Evaluación de Recursos Pelágicos (CERP) llevados a cabo por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) desde 1983 hasta el 2014 (Tabla 8). Estos cruceros se realizan de una a tres veces al año (principalmente en verano y primavera) con una duración en promedio de 50 días cada uno. Normalmente se nombra a cada CERP con 6 dígitos, donde los dos primeros representan el año en que se llevó a cabo, los dos siguientes el mes de inicio del CERP y los dos últimos el mes de culminación. Por ejemplo, para un CERP que inició el 15 de febrero del 2014 y culminó el 2 de abril del 2014 se le nombraría: 1402-04. En caso que todo el CERP se haya llevado a cabo en un solo mes se omiten los dos últimos dígitos.

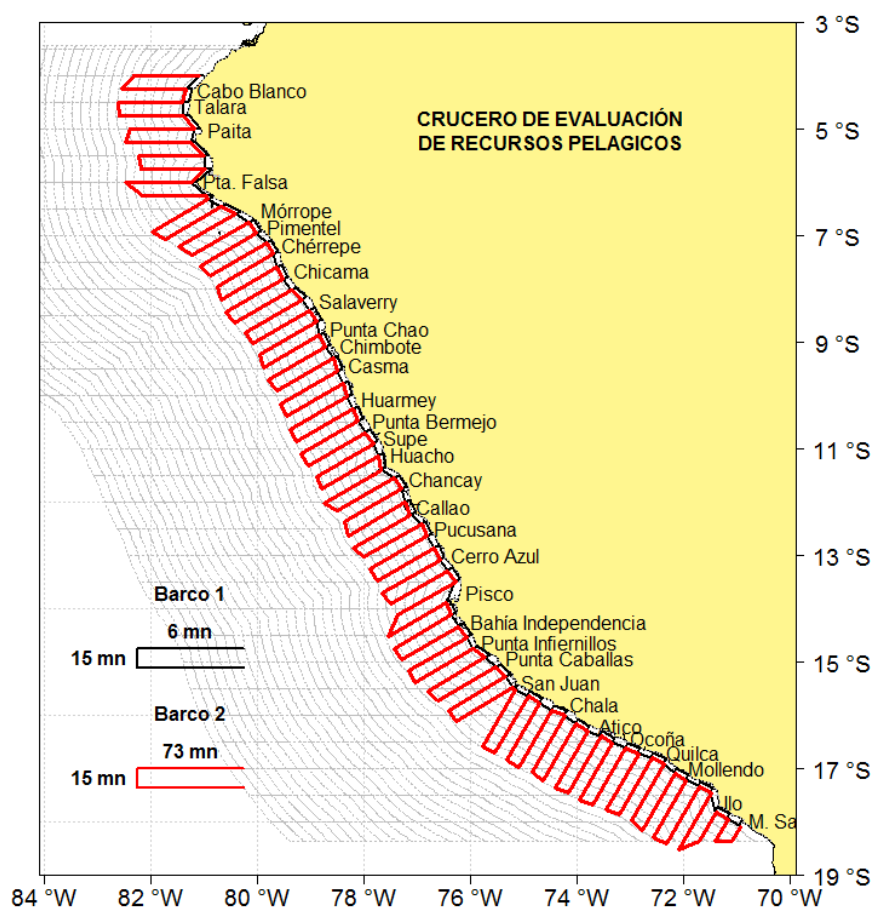


Figura 7: Recorrido estándar de un CERP. Normalmente se designa a un barco o buque científico para recorrer las primeras 6 mn (Barco 1, línea negra) y otro buque la zona de 6 hasta ~80 mn de distancia a costa (Barco 2, línea roja).

El objetivo principal de un CERP es evaluar la distribución geográfica, biomasa y abundancia de Anchoveta y otras especies pelágicas en el mar peruano (Castillo *et al.*, 2009). Para cumplir este objetivo, IMARPE cuenta con buques de investigación científica los cuales realizan recorridos perpendiculares a la línea de costa con una distancia entre transectos de 15 mn y una distancia máxima a costa de ~80 mn (trayecto sistemático, Figura 7) a una velocidad promedio de 10 nudos. Durante este recorrido se toma información acústica de las principales especies pelágicas cada milla náutica y, a su vez, se realizan lances de pesca (también llamados lances de comprobación) con una red

de arrastre pelágico de manera aleatoria durante el recorrido (**muestreo sistemático aleatorio**, Figura 8). Los principales criterios para realizar un lance de pesca están descritos en Castillo *et al.* (2009). En promedio se realizan 200 lances por cada CERP. La red que se emplea para los lances de pesca es de tipo japonesa, modelo 210/1800 con un copo de 15 m y un tamaño de malla de 42 mm. El material es nylon constituido por cuatro tapas (superior, inferior y laterales), y una longitud total de 75 m, aproximadamente. La abertura vertical es de 14 m y la horizontal es de 16 m (IMARPE, 2012).

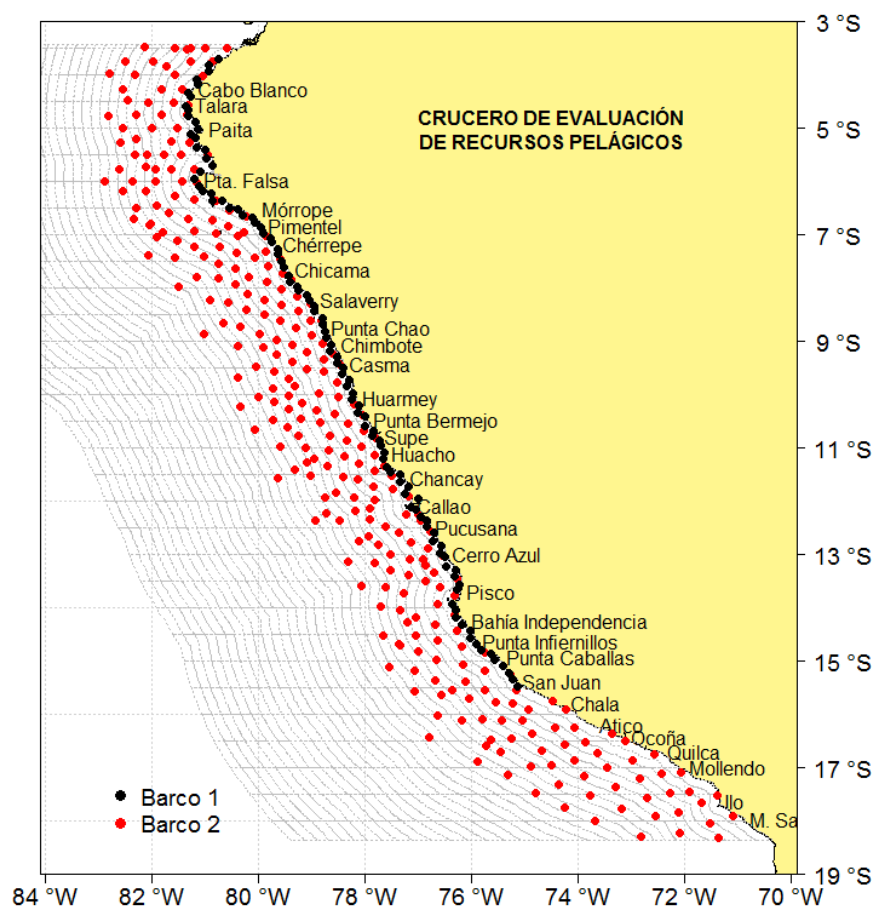


Figura 8: Puntos donde se realizaron lances de pesca o comprobación. Puntos negros son lances realizados por Barco 1 y puntos rojos son lances realizados por Barco 2 (se muestra el trayecto de ambos barcos en Figura 7).

El proceso del lance de pesca inicia cuando el buque científico, en pleno recorrido como

el descrito en la Figura 7, se detiene y lanza la red al mar a determinada profundidad, luego comenzando a navegar nuevamente a una velocidad de 3 nudos por un tiempo de 20 minutos aproximadamente, esto con el objetivo de recorrer una milla náutica. Durante este periodo se va capturando las especies vulnerables a la red (macroscópicas no fotosintéticas, en su mayoría especies nectónicas entre  $\sim 2$  cm a 2 m) que habitan la zona (Figura 9). Una vez obtenida la captura, se selecciona una muestra al azar y se procede a realizar la identificación taxonómica de los organismos en esta muestra, además registrándose el peso (o biomasa) de cada taxón identificado (kg). En adición a esto, también se registran los siguientes datos para cada lance de pesca:

- |                           |   |
|---------------------------|---|
| • Año                     | • Peso total de la muestra (kg)                     |
| • Nombre del CERP         | • Profundidad del lance (m)                         |
| • Buque científico        | • Velocidad de arrastre (nudos)                     |
| • Número de lance         | • Temperatura superficial del mar (TSM, °C)         |
| • Fecha                   | • Duración (minutos)                                |
| • Hora                    | • Composición de taxones y biomasa (kg) de cada uno |
| • Posición geográfica (°) |   |
| • Captura (kg)            |   |

Entonces, para cada uno de los  $\sim 200$  lances que se realizan dentro de un CERP se tiene esta información.

Otros datos también se obtienen en un CERP (oceanográficos, acústicos, biométricos, etc), sin embargo, no serán explicados aquí dado que no son empleados dentro de este estudio.

El 60% de los lances de pesca se realizan en horas de la noche (18:00 a 06:00 horas), mientras que el 40% en horas de la mañana (06:00 a 18:00 horas), manteniéndose esta proporción constante para todos los CERP.

Por lo tanto, la **unidad muestral** en este estudio viene a ser cada lance de pesca.

Por otro lado, la **comunidad bajo estudio** son los organismos de las diferentes especies (macroscópicas, en su mayoría nectónicas entre  $\sim 2$  cm a 2 m) de la fauna que habita toda o parte de su vida en el ambiente epipelágico del mar peruano. Es importante considerar a organismos que realizan migraciones verticales (e.g. especies mesopelágicas), ya que durante gran parte de su vida tienen un alto grado de interacción con organismos estrictamente epipelágicas y esto puede tener una importante influencia en las variaciones de diversidad que serán analizadas posteriormente.

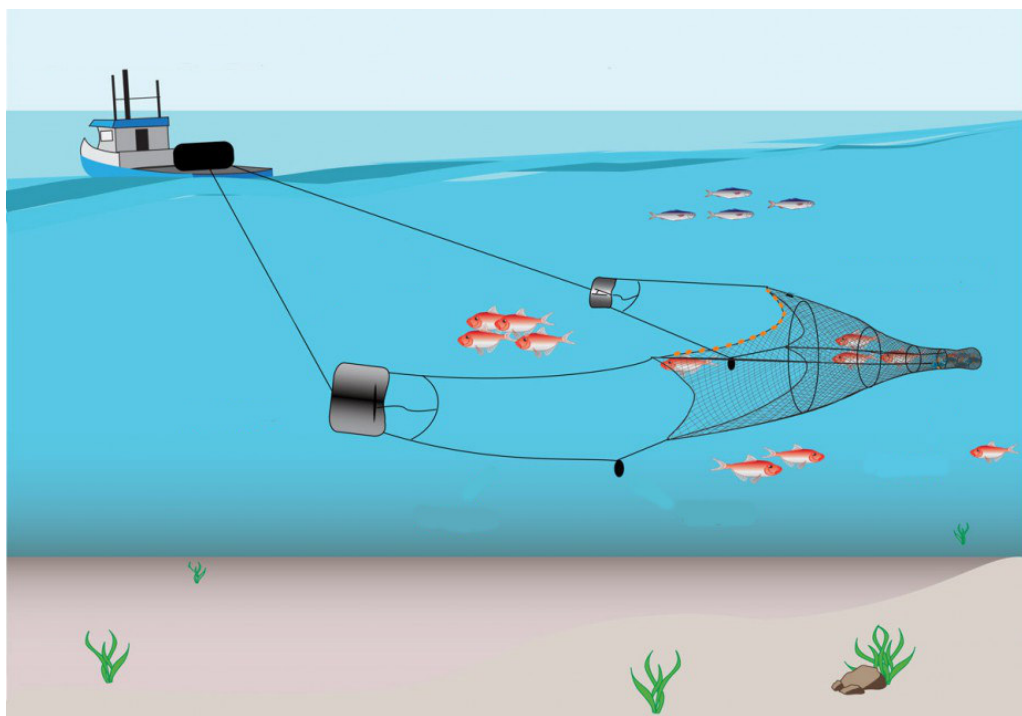


Figura 9: Manera de operar de una red de arrastre a media agua. Se recorre una milla náutica capturando los organismos vulnerables a la red.

### 3 ESTANDARIZACIÓN

La primera estandarización fue espacial. A pesar que algunos cruceros tienen una distancia máxima a costa mayor a 80 millas náuticas, solo se consideraron las primeras 80 para todos los cruceros.

En general, para ciertos organismos capturados por los CERP, principalmente de *Phyla*

inferiores, la suficiencia taxonómica<sup>1</sup> no ha sido la ideal (e.g. identificación taxonómica hasta la categoría de Familia u Orden), por lo que la categoría taxonómica en que fueron ubicados han sido de Orden o mayor.

Por otro lado, debido al menor conocimiento sobre la taxonomía de ciertos grupos que se tenía para los primeros años del periodo bajo estudio, la capacidad de identificación también pudo haber sido variable en el tiempo, por lo que ciertos taxones han sido estandarizados (con asesoría de personas experimentadas en el tema). Por ejemplo, para los primeros años era común registrar a los Cnidarios como 'Medusas', sin embargo para los últimos años se identificaba hasta el nivel de especie (e.g. *Chrysaora plocamia*). Por lo tanto, el taxón estandarizado vendría a ser simplemente 'Cnidaria' para todo el periodo de estudio, evitando así este tipo de sesgos que puedan dar falsos resultados.

## 4 ANÁLISIS

### 4.1 CARACTERIZACIÓN

Se presentan las variables en orden respectivo:

#### **Variable dependiente**

- Índice de presencia de cada taxón
- Presencia de cada taxón

#### **Variable independiente**

- Tiempo, escala anual desde 1983 al 2014
- Espacio, posición geográfica (grados sexagesimales)

Se registraron todos los taxones capturados por los CERP entre 1983 al 2014 con su respectiva clasificación taxonómica (*Phylum*, Clase, Orden, Familia, Género, Especie y Nombre común). Como ya se ha explicado, debido a que la capacidad de identificación taxonómica de los científicos a bordo fue diferente para cada *Phylum*, los organismos que

---

<sup>1</sup>Capacidad de identificar hasta el nivel de especie a un organismo

no pudieron ser identificados hasta la categoría taxonómica de ‘Especie’ fueron ubicados en la categoría taxonómica inmediata superior.

Con esto se cumple el primer objetivo específico.

Para obtener un aproximado de las variaciones temporales en la presencia de cada taxón registrado, se integró la información de composición de taxones de cada lance de pesca de cada CERP realizado en un año, y se calculó un índice de presencia temporal para cada taxón (Buckland *et al.*, 2005), calculado de la siguiente manera:

$$P_{ij} = \left( \frac{p_{ij}}{n_j} \right) \times 100\% \quad (1)$$

Donde:

$P_{ij}$  = Índice de presencia temporal del taxón  $i$  para el año  $j$ .

$p_{ij}$  = Lances positivos para el taxón  $i$  en el año  $j$ .

$n_j$  = Total de lances realizados en el año  $j$ .

Para este análisis se considera a la totalidad de taxones registrados en un año por los CERP's como la **muestra**. Con esto se cumple el segundo objetivo específico.

A su vez, la incidencia espacial de cada taxón fue hallada referenciando la posición geográfica donde se registró presencia de este. Para este análisis se considera a la totalidad de taxones registrados durante 1983 al 2014 por los CERP's como la **muestra**. Con esto se cumple el tercer objetivo específico.

#### 4.2 ANÁLISIS TEMPORAL

Se presentan las variables en orden respectivo:

##### **Variable dependiente**

- Riqueza de taxones

##### **Variable independiente**

- Tiempo, escala anual desde 1983 al 2014



Para evaluar los cambios de la diversidad de taxones a escala anual se consideraron dos enfoques: cambios en la riqueza de taxones y cambios en la composición de taxones. Así mismo, en este caso la **muestra** viene a ser la integración de la información<sup>2</sup> de los lances de pesca de todos los CERP llevados a cabo en un año dado (integración de unidades muestrales).

Se elaboró una serie de tiempo de la riqueza de taxones a escala anual (cambio temporal en diversidad gamma) mediante un método de remuestreo tipo 'bootstrap' (Chernick, 2007). Este método nos permite reducir el efecto que puede causar las diferencias que existen en el número de lances realizados para cada año, siguiendo las recomendaciones dadas por Willig (2003); Buckland *et al.* (2005); Dornelas *et al.* (2012). Se realizaron 500 permutaciones seleccionando 75 lances al azar en cada permutación. La elección del número de permutaciones y el número de lances al azar de cada permutación se hizo de manera empírica, asegurándose que exista remuestreo para todos los años.

Una vez obtenida la serie de tiempo se analizaron los cambios estructurales en la media de las 500 réplicas de cada año, esto con el objetivo de identificar posibles puntos de quiebre de la riqueza a lo largo de los años y un probable cambio de régimen. En muchas series de tiempo es razonable asumir que existen  $m$  puntos de quiebre, donde los coeficientes de una regresión lineal cambian de una regresión estable a una diferente. Por consiguiente, existen  $m + 1$  segmentos en los cuales los coeficientes son constantes, y el modelo puede ser escrito como:

$$y_i = x_i b_j + u_i (i = i_{j-1} + 1, \dots, i_j) \quad j = 1, \dots, m + 1 \quad (2)$$

donde  $y_i$  vendría a ser la media de las 500 permutaciones obtenidas mediante el remuestreo de la riqueza de taxones,  $x_i$  el tiempo,  $i$  el índice de tiempo,  $j$  el índice de segmento,  $b$  y  $u$  coeficientes de la regresión. La librería *strucchange* (Zeileis *et al.*, 2002) en R (R Core Team, 2014) implementa este algoritmo descrito en Bai y Perron (2003)

---

<sup>2</sup>Suma de la biomasa por taxón

para estimación simultánea de múltiples puntos de quiebre. Un resumen de los análisis realizados dará el número de puntos de quiebre y el año asociado para todas las segmentaciones realizadas, junto con el RSS (suma de cuadrados de los residuos) y BIC (criterio de información bayesiano) de cada uno. El BIC (Claeskens y Hjort, 2008) será el criterio empleado en este estudio para elegir el número óptimo de puntos de quiebre de la serie. Para más detalles acerca de la metodología ver Bai (1994) y Zeileis *et al.* (2003). Con este análisis cumplimos el quinto objetivo específico.

Para detectar cambios en la composición de taxones a escala anual (diversidad beta temporal) se realizó un análisis de cluster jerárquico (distancia Bray-Curtis y agrupación completa, Borcard *et al.* (2011)) y un análisis de correspondencia (Nenadic y Greenacre, 1993) utilizando como variables la raíz cuadrada de la biomasa integrada por año de cada taxón. Estos métodos fueron adoptados siguiendo los análisis en Alegre *et al.* (2015). Debido a que se tienen muchos taxones con poca incidencia (taxones raros), estos análisis fueron realizados con los 80 taxones más abundantes<sup>3</sup>, ya que los taxones raros pueden incorporar información redundante (Poos y Jackson, 2012). Se obtuvo el número óptimo de agrupaciones a partir del cluster obtenido mediante la comparación (correlación) entre la matriz de distancias y la matriz binaria representando particiones (Borcard *et al.*, 2011). El resultado de estos análisis nos permitirá detectar años con similar composición de taxones y así cumplir con parte del objetivo específico número cuatro.

#### 4.3 ANÁLISIS ESPACIAL

Se presentan las variables en orden respectivo:

##### **Variable dependiente**

- Riqueza de taxones
- Riqueza de taxones
- Riqueza de taxones

---

<sup>3</sup>Se considera a los primeros 80 taxones con mayor biomasa acumulada

## Variable independiente

- Latitud, intervalos de  $1^\circ$ , desde  $3^\circ\text{S}$  hasta  $18^\circ\text{S}$ .
- Distancia a costa, intervalos de 5 mn, desde 0 hasta 80 mn.
- Distancia al talud continental, intervalos:  $(-150, -80]$ ,  $(-80, -50]$ ,  $(-50, -35]$ ,  $(-35, -25]$ ,  $(-25, -15]$ ,  $(-15, -5]$ ,  $(-5, 5]$ ,  $(5, 15]$ ,  $(15, 25]$ ,  $(25, 35]$ ,  $(35, 50]$ ,  $(50, 80]$ ,  $(80, 150]$ , donde signo negativo indica en la zona nerítica y signo positivo en la zona oceánica (en km).

Para el caso del análisis espacial se consideraron tres variables: latitud, distancia a costa (mn) y distancia al talud continental (km). Para estos análisis la **muestra** viene a ser la integración de la información<sup>4</sup> de los lances de pesca de todos los CERP realizados durante el periodo de estudio para cada intervalo mencionado.

Al igual que la metodología empleada en el análisis temporal, se elaboraron series de riqueza estimada mediante método 'bootstrap' con 500 permutaciones para cada variable. El número de lances al azar de cada permutación fue de 130, 200 y 500 lances para latitud, distancia a costa y distancia al talud, respectivamente.

Para analizar los cambios espaciales en la composición de taxones (diversidad beta) se utilizó un análisis cluster y un análisis de correspondencia en función a la biomasa de cada taxón. Los detalles son los mismos explicados en el análisis temporal. Con este análisis completamos el cuarto objetivo específico.

Un enfoque estadístico desarrollado por Dufrene y Legendre (1997) y extendido por De Cáceres *et al.* (2010) fue utilizado para determinar taxones indicadores de 'grupos de sitio'. Definimos a 'sitio' como un espacio geográfico dado (e.g. el espacio comprendido entre el grado  $4^\circ\text{S}$  y  $5^\circ\text{S}$ ). La característica más resaltante de este tipo de análisis es que permite realizar combinaciones de 'sitios' y encontrar los taxones indicadores de tales áreas. Para fines de este estudio, los 'sitios' serán las agrupaciones óptimas encontradas en el análisis de cluster jerárquico explicado anteriormente. Es importante recalcar dos conceptos importantes que se emplean: *especificidad* (A), la cual

---

<sup>4</sup>Suma de biomasa por taxón

está definida como la probabilidad de que un nuevo lugar muestreado sea del 'sitio' X dado que el taxón Y hubiera sido encontrado, y *Fidelidad* (B), que es la probabilidad de encontrar el taxón Y en un nuevo muestreo dentro del 'sitio' X (De Cáceres *et al.*, 2012). El valor indicador (IndVal) es obtenido como  $\sqrt{A.B}$ . Con el objetivo de comprobar que un taxón está asociado con un 'grupo de sitio', primero necesitamos rechazar la hipótesis nula ( $H_0$ ) que niega esta asociación. Un test de permutación es llevado a cabo para evaluar la significancia estadística ( $\alpha = 0.05$ ) de la asociación entre un taxón y un 'grupo de sitio' dado (De Cáceres *et al.*, 2010). Se realizaron 99 999 permutaciones para todos los casos. Con este análisis se cumple el objetivo específico número 6.

#### 4.3.1. Análisis geoestadístico

##### Variable dependiente

- Riqueza de taxones extrapolada

##### Variable independiente

- Espacio, posición geográfica (grados sexagesimales)

Se emplearon métodos geoestadísticos con el propósito de obtener la distribución espacial de la riqueza de taxones y así identificar las áreas con mayor número de estos, cumpliendo así el objetivo específico número 7. Se identificaron ocho periodos de tiempo (Tabla 2) para observar cambios espacio-temporales en la distribución de la riqueza. Para esto se integró la información de los lances de pesca realizados dentro de cada periodo propuesto (**muestra**). Para todos los periodos se realizó la interpolación espacial mediante kriging simple (Kitanidis, 1997) utilizándose un modelo tipo esférico para fijar el variograma. Este modelo es definido como:

$$\gamma_s(h) = \begin{cases} \frac{3}{2}\left(\frac{h}{a}\right) - \frac{1}{2}\left(\frac{h}{a}\right)^3 & \text{si } h \leq a \\ 1 & \text{de otra forma} \end{cases} \quad (3)$$

$$\gamma(h) = c_0 + c_1\gamma_s(h)$$

Donde:

$\gamma_s(h)$  = Semivarianza estandarizada.

$\gamma(h)$  = Semivarianza.

$h$  = Intervalo de distancia.

$a$  = Rango.

$c_1$  = Meseta parcial.

$c_0$  = Efecto pepita.

El semivariograma<sup>5</sup> representa la autocorrelación espacial de los puntos de una variable dada. El rango es la distancia máxima hasta donde se encuentra autocorrelación espacial. El valor al cual  $\gamma(h)$  alcanza el rango es la meseta. En teoría, a un  $h$  igual a cero, la semivarianza es 0. No obstante, a una distancia de separación infinitesimalmente pequeña, la semivarianza a menudo muestra un efecto pepita ( $c_0$ ), que es un valor mayor que 0. Una meseta parcial es la meseta menos el efecto pepita.

Los métodos de kriging utilizan una variable continua a ser interpolada y las coordenadas geográficas de cada punto donde esta variable ha sido muestreada. Para cumplir con este requisito de continuidad, se realizó un pre-tratamiento de los datos para cada periodo. Se crearon grillas cuadriculadas regulares dentro de la zona de estudio de un tamaño determinado (ver Tabla 2) y se calculó la riqueza extrapolada utilizando la información de todos los lances dentro de cada grilla. El método utilizado para realizar la extrapolación fue el de Jackknife (Colwell y Coddington, 1994), que viene dado por la ecuación:

$$S_P = S_0 + a_1\left(\frac{N-1}{N}\right) \quad (4)$$

Donde:

$S_P$  = Riqueza extrapolada.

---

<sup>5</sup>Gráfica de  $h$  vs  $\gamma(h)$

$S_0$  = Riqueza observada.

$a_1$  = Número de taxones que se detectaron solo una vez.

$N$  = Número de lances.

La riqueza extrapolada obtenida fue utilizada como variable principal al momento de hacer el kriging y la posición geográfica fue considerada como el punto central de cada grilla. No se consideraron covariables dentro de este análisis. Detalles de los periodos analizados, tamaño de grilla para pre-tratamiento y parámetros estimados del modelo espacial puede verse en Tabla 2.

Tabla 2: Datos y parámetros estimados del modelo esférico utilizados para análisis geoestadístico por periodos.

Inicio	Fin	Grilla ( $mn^2$ )	Meseta p.	Rango	E. pepita
1983	1989	225	8.313	0.392	5.361
1990	1996	225	11.028	0.335	5.149
1997	2000	225	41.101	0.289	25.318
2001	2004	225	17.314	0.368	12.144
2005	2007	225	17.003	0.314	12.004
2008	2010	225	21.779	0.310	11.749
2011	2014	225	15.038	0.401	18.159
1983	2014	100	35.064	0.316	33.694

#### 4.4 ASOCIACIONES DE TAXONES

Para este tipo de análisis no se consideran variables dependientes o independientes.

Se tomaron en cuenta para este análisis los 80 taxones más abundantes de la integración de la información de los lances de pesca de todos los CERP llevados a cabo durante el periodo de estudio (**muestra**), empleándose solo datos de incidencia (presencia-ausencia). Estos taxones fueron ubicados en una matriz (80 x 80), mostrando las veces que cada par de taxones fueron observados juntos en un lance. Este valor es usualmente llamado 'a' en índices de similaridad como coeficientes de Jaccard y Sorensen (Legendre y Legendre, 1998). Este estadístico puede ser testado por significancia contra una hipótesis nula ( $H_0$  = No existe asociación entre dos taxones). El algoritmo implementado

en R y desarrollado por Clua *et al.* (2010) fue empleado para llevar a cabo el test de  $a$  mediante permutación, siguiendo el método originalmente propuesto por Raup y Crick (1979) y explicado por Legendre y Legendre (1998). A partir de este algoritmo se obtienen dos resultados: una matriz (80 x 80) de coeficientes  $a$  y una matriz (80 x 80) de  $p$ -values (después de 999 999 permutaciones) asociados con los coeficientes, la cual luego es utilizada para agrupar los taxones. La corrección de Holm (Holm, 1979) para testado múltiple fue aplicado a los  $p$ -values con el fin de obtener una tasa de error de 5%. Luego de la corrección, los 360 pares de taxones que tuvieron coeficientes  $a$  con  $p$ -values originales de  $1.7e^{-05}$  o menos permanecieron significantes.

Una vez obtenida la matriz corregida, empleamos agrupamiento difuso no jerárquico con el fin de tener las asociaciones de taxones. Agrupamiento difuso, también conocido como agrupamiento mediante  $c$ -promedios, asigna a todos los taxones un valor de ‘membresía’ (rango de 0 a 1), el cual mide el grado de pertenencia de un taxón a una asociación determinada. Un taxón fuertemente ligado a cierta asociación tiene un alto valor de ‘membresía’ para la asociación y bajo valor para las demás asociaciones (Borcard *et al.*, 2011; Kaufman y Rousseeuw, 1990). Por último, se obtiene una tabla con la asociación al cual pertenece cada taxón, la asociación vecina más cercana (CN) y la ‘amplitud de silueta’ (SW). La SW es una medida del grado de pertenencia de un taxón a su grupo<sup>6</sup>, basado en la distancia promedio entre este taxón y todos los taxones del grupo en el que se encuentra, comparado con el mismo procedimiento para el grupo más cercano. La SW va desde -1 a 1; mientras más grande sea el valor, el taxón estaría siendo correctamente agrupado. Valores negativos significan que el taxón probablemente está siendo ubicada en un grupo equivocado (Borcard *et al.*, 2011; Rousseeuw, 1987).

Con esto se cumple el último objetivo específico y termina el análisis de este trabajo.

---

<sup>6</sup>Sinónimo de asociación

## Capítulo VI

# RESULTADOS

### 1 CARACTERIZACIÓN

Se registró un total de 135 taxones comprendidos en 6 *Phyla*, dentro de los cuales a 72 se les identificó hasta la categoría de Especie, a 39 hasta la categoría de Género, 14 hasta Familia, 5 hasta Orden, 3 hasta la categoría de Clase y 2 hasta Subphylum (Tabla 3, basado en Chirichigno (1998) y WoRMS - World Register of Marine Species). Estos taxones fueron estandarizados en 119 taxones y son con los cuales se realizaron los análisis que continúan en este estudio. Dentro de los 'TEst', el 84% de estos estuvieron en una categoría taxonómica igual o menor a la de Familia.

Dentro del *Phylum* Cnidaria, las medusas más abundantes y con alta incidencia en los CERP fueron *Chrysaora plocamia* y *Aequorea* sp. En el *Phylum* Ctenophora se tiene a los géneros Hormiphora y Beroe como los más comunes.

El *Phylum* Mollusca tiene a la clase Cephalopoda como la más diversa, compuesta de 7 taxones. Las especies más reportadas de esta clase son el Calamar Gigante *Dosidicus gigas* y el Calamar Patagónico *Doryteuthis gahi*. La primera de estas especies realiza migraciones verticales ya explicadas en secciones anteriores. También se registra presencia de la clase Gastropoda, donde el taxón de los Thecosomata son los de mayor incidencia, siendo el género Diacria el de mayor incidencia.

Los Artrópodos están dominados por el orden Decapoda, siendo la especie de mayor incidencia la Múnida *Pleuroncodes monodon*. Dentro de este *phylum* muchos son cangrejos de gran tamaño. Por otro lado, el orden Euphausiacea está compuesto por pequeños organismos pero de gran abundancia en este ecosistema, siendo la especie dominante la *Euphausia mucronata*, característica de aguas frías.



Tabla 3: Clasificación taxonómica de los taxones capturados por los CERP durante 1983 al 2014. (†): taxones que expanden su distribución durante un fenómeno El Niño (Chirichigno, 1998). (\*): Subphylum. Columna 'TEst': Taxones estandarizados utilizados para los análisis (Ver CARACTERIZACIÓN).

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género-Especie	Nombre común	TEst
Cnidaria	Scyphozoa	Semaeostomeae	Pelagiidae	<i>Chrysaora plocamia</i>	Medusas	Cnidaria
Cnidaria	Hydrozoa	Hydroida	Aequoreidae	<i>Aequorea</i>	Medusas	Cnidaria
Ctenophora	Tentaculata	Cydlippida	Pleurobrachiidae	<i>Hormiphora</i>	Peine de mar	Ctenophora
Ctenophora	Nuda	Beroidea	Beroidea	<i>Beroe</i>	Peine de mar	Ctenophora
Mollusca	Gastropoda	Thecosomata			Mariposa de mar	Gastropoda
Mollusca	Cephalopoda				Cefalópodos	Cephalopoda
Mollusca	Cephalopoda	Octopoda			Pulpos	Octopoda
Mollusca	Cephalopoda	Octopoda	Argonautidae	<i>Argonauta</i>	Argonauta	Argonauta sp.
Mollusca	Cephalopoda	Oegopsidae	Gonatidae	<i>Gonatus antarcticus</i>	Calamar gancho	Cephalopoda
Mollusca	Cephalopoda	Oegopsidae	Loliginidae	<i>Doryteuthis gahi</i>	Calamar patagónico	D. gahi
Mollusca	Cephalopoda	Oegopsidae	Ommastrephidae	<i>Toradorea filippovae</i>	Calamar volador japonés	Cephalopoda
Mollusca	Cephalopoda	Oegopsidae	Ommastrephidae	<i>Dosidicus gigas</i>	Calamar gigante	D. gigas
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda				Decapoda
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Penaeidae	<i>Penaeus</i>	Langostinos	Penaeus sp.
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Portunidae	<i>Portunus</i>	Jaiba	Decapoda
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Portunidae	<i>Euphilax dovii</i>	Cangrejo invasor	Decapoda
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Munididae	<i>Pleuroncodes monodon</i>	Munida	P. monodon
Arthropoda	Malacostraca	Euphausiacea			Euphausiidos	Euphausiacea
Arthropoda	Malacostraca	Stomatopoda	Squillidae	<i>Squilla</i>	Camarón mantis	Squilla sp.
Echinodermata	Holothuroidea				Pepinos de mar	Otros Costeros
Chordata	Thaliacea	Salpida	Salpidae		Salpas	Salpidae
Chordata	Thaliacea	Pyrosomida	Pyrosomatidae		Pirosomas	Pyrosomatidae
Chordata	Ascidacea	Enterogona	Ascididae	<i>Ascidia</i>	Ascidias	Cordados menores
Chordata	Urochordata*				Urocordados	Cordados menores

Tabla 3: continuación

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género-Especie	Nombre común	TEst
Chordata	Tunicata*				Tunicados	Cordados menores
Chordata	Chondrichthyes				Tiburones	Chondrichthyes
Chordata	Chondrichthyes	Carcharhiniformes	Carcharhinidae		Tintoreras	Carcharhinidae
Chordata	Chondrichthyes	Carcharhiniformes	Carcharhinidae	<i>Prionace glauca</i>	Tiburón azul	P. glauca
Chordata	Chondrichthyes	Carcharhiniformes	Sphyrnidae	<i>Sphyrna zygaena</i>	Tiburón martillo†	S. zygaena
Chordata	Chondrichthyes	Carcharhiniformes	Triakidae	Mustelus	Tollo	Mustelus sp.
Chordata	Chondrichthyes	Lamniformes	Alopiidae	<i>Alopias vulpinus</i>	Tiburón zorro	A. vulpinus
Chordata	Chondrichthyes	Lamniformes	Lamnidae	<i>Isurus oxyrinchus</i>	Tiburón diamante	I. oxyrinchus
Chordata	Chondrichthyes	Myliobatiformes	Myliobatidae		Mantas†	Myliobatidae
Chordata	Chondrichthyes	Myliobatiformes	Myliobatidae	Myliobatis	Raya águila	Myliobatis sp.
Chordata	Chondrichthyes	Myliobatiformes	Urotrygonidae	Urotrygon	Tapadera†	Urotrygon sp.
Chordata	Chondrichthyes	Squaliformes	Squalidae		Tiburones negros	Squalidae
Chordata	Chondrichthyes	Squatiniiformes	Squatinae	Squatina	Angelote	Squatina sp.
Chordata	Chondrichthyes	Torpediniiformes	Torpedinidae	<i>Torpedo tremens</i>	Torpedo	T. tremens
Chordata	Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	Muraena	Morena	Muraena sp.
Chordata	Actinopterygii	Anguilliformes	Ophichthidae	Ophichthus	Anguila	Ophichthus sp.
Chordata	Actinopterygii	Argentiniformes	Argentinidae		Argentinas	Argentinidae
Chordata	Actinopterygii	Atheriniformes	Atherinidae		Pejerrey	O. regia regia
Chordata	Actinopterygii	Aulopiformes	Notosudidae	Scopelosaurus	Waryfishes	Scopelosaurus sp.
Chordata	Actinopterygii	Aulopiformes	Synodontidae	Synodus	Pez iguana	Synodus sp.
Chordata	Actinopterygii	Batrachoidiformes	Batrachoididae	<i>Aphos porosus</i>	Pez fraile	A. porosus
Chordata	Actinopterygii	Beloniformes	Exocoetidae	<i>Exocoetus volitans</i>	Lisa voladora	E. volitans
Chordata	Actinopterygii	Beryciformes	Melamphaeidae		Cabezas de cresta	Melamphaeidae
Chordata	Actinopterygii	Beryciformes	Trachichthyidae	<i>Hoplostethus pacificus</i>	Guadaña	Otros Bentopelágicos
Chordata	Actinopterygii	Chimaeriformes	Callorhynchidae	<i>Callorhynchus callorhynchus</i>	Pejegallos	C. callorhynchus
Chordata	Actinopterygii	Clupeiformes	Clupeidae	<i>Cetengraulis mysticetus</i>	Ayamarca†	C. mysticetus
Chordata	Actinopterygii	Cupleiformes	Clupeidae	<i>Ethmidium maculatum</i>	Machete	Machete
Chordata	Actinopterygii	Cupleiformes	Clupeidae	<i>Etrumeus teres</i>	Sardina redonda†	E. teres

Tabla 3: continuación

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género-Especie	Nombre común	TEst
Chordata	Actinopterygii	Cupleiformes	Clupeidae	Opisthonema	Machete de hebra†	Machete
Chordata	Actinopterygii	Cupleiformes	Clupeidae	<i>Sardinops sagax sagax</i>	Sardina común	S. sagax sagax
Chordata	Actinopterygii	Clupeiformes	Engraulidae	<i>Anchoa nasus</i>	Samasa†	A. nasus
Chordata	Actinopterygii	Clupeiformes	Engraulidae	<i>Engraulis ringens</i>	Anchoveta	E. ringens
Chordata	Actinopterygii	Gadiformes	Bregmaceroiidae	<i>Bregmaceros bathymaster</i>	Bregmacero†	B. bathymaster
Chordata	Actinopterygii	Gadiformes	Macrouridae		Pichiratas	Macrouridae
Chordata	Actinopterygii	Gadiformes	Merlucciidae	<i>Merluccius gayi peruanus</i>	Merluza	M. gayi peruanus
Chordata	Actinopterygii	Gadiformes	Gobiesocidae	<i>Sicyases sanguineus</i>	Pejesapo	Otros Costeros
Chordata	Actinopterygii	Lophiiformes	Antennariidae		Peces rana	Otros Tropicales
Chordata	Actinopterygii	Lophiiformes	Lophiidae	<i>Lophiodes caulinaris</i>	Pez bocón	L. caulinaris
Chordata	Actinopterygii	Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	Lisa	M. cephalus
Chordata	Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae		Mictófidios	Myctophidae
Chordata	Actinopterygii	Ophidiiformes	Ophidiidae	<i>Brotula clarkae</i>	Brótula	B. clarkae
Chordata	Actinopterygii	Osmeriformes	Bathylagidae		Esperlan plateado	Bathylagidae
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Antiniae	<i>Hemanthias peruanus</i>	Doncella	H. peruanus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	Pez borracho†	O. steindachneri
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Callionymidae	Myxine	Pez babosa	Otros Demersales
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae		Carangidos	Carangidae
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae	Caranx	Cocinero†	Caranx sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae	<i>Chloroscombrus orqueta</i>	Pardo†	C. orqueta
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae	<i>Decapterus macrosoma</i>	Jurel fino†	D. macrosoma
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae	<i>Neurates ductor</i>	Pez piloto	N. ductor
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae	<i>Oligoplites refulgens</i>	Chaqueta†	O. refulgens
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae	<i>Trachinotus paitensis</i>	Pámpano†	T. paitensis
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae	<i>Trachurus murphyi</i>	Jurel	T. murphyi
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Carangidae	Selene	Jorobado†	Selene sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Chaetodontidae	<i>Chaetodipterus zonatus</i>	Camiseta	C. zonatus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Cheilodactylidae	<i>Cheilodactylus variegatus</i>	Pintadilla	C. variegatus

Tabla 3: continuación

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género-Especie	Nombre común	TEst
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Centrolophidae	<i>Seriolaella violacea</i>	Cojinova	S. violacea
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Centrolophidae	<i>Taractichthys steindachneri</i>	Pez hacha†	T. steindachneri
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Coryphaenidae	<i>Coryphaena hippurus</i>	Perico†	C. hippurus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Echeneidae	Remora	Rémora	Remora sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Gempylidae	<i>Ruvettus pretiosus</i>	Pez purgante	R. pretiosus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Gobiidae		Góbidos	Gobiidae
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Haemulidae	<i>Isacia conceptionis</i>	Cabinza	I. conceptionis
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Haemulidae	<i>Anisotremus scapularis</i>	Chita	A. scapularis
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Haemulidae	<i>Orthopristis chalyceus</i>	Corcovado	O. chalyceus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Labrisomidae	Labrisomus	Trambollo	Labrisomus sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Malacanthidae	Caulolatilus	Pejeblanco†	Caulolatilus sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	Barbón†	M. dentatus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Nomeidae	Cubiceps	Pez medusa†	Cubiceps sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Nomeidae	<i>Psenes sio</i>	Errantes†	P. sio
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Polynemidae	Polydactylus	Barbudo†	Polydactylus sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Scaridae	<i>Scarus perico</i>	Pez loro	Otros Tropicales
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Sciaenidae	<i>Cilus gilberti</i>	Corvina	C. gilberti
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Sciaenidae	Cynoscion	Cachema	Cynoscion sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Sciaenidae	Larimus	Bereche	Larimus sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Sciaenidae	<i>Menticirrhus ophicephalus</i>	Mismis	M. ophicephalus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Sciaenidae	<i>Paralichthys peruianus</i>	Suco	P. peruianus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Sciaenidae	<i>Sciaena deliciosa</i>	Lorna	S. deliciosa
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Sciaenidae	Stellifer	Mojarrilla	Stellifer sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Scombridae	Auxis	Melva†	Auxis sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i>	Barilete†	K. pelamis
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Scombridae	<i>Sarda sarda chilensis</i>	Bonito	S. sarda chilensis
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Scombridae	<i>Scomber japonicus</i>	Caballa	S. japonicus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Scombridae	Thunnus	Atún†	Thunnus sp.

Tabla 3: continuación

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género-Especie	Nombre común	TEst
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Scombridae	<i>Thysites atun</i>	Sierra†	T. atun
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Paralabrax humeralis</i>	Cabrilla	P. humeralis
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i>	Barracuda	Sphyraena sp.
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Stromateidae	<i>Stromateus stellatus</i>	Palometa - Chilindrina†	Chilindrina
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Stromateidae	<i>Peprilus medius</i>	Pampanito - Cometrapo	Chilindrina
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Trichiuridae	<i>Lepidopus caudatus</i>	Pez sable	Otros Demersales
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Trichiuridae	<i>Trichiurus lepturus</i>	Pez cinta	T. lepturus
Chordata	Actinopterygii	Perciformes	Uranoscopidae	<i>Kathetostoma averruncus</i>	Bulldog	K. averruncus
Chordata	Actinopterygii	Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Bothus constellatus</i>	Platija†	B. constellatus
Chordata	Actinopterygii	Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Paralichthys adspersus</i>	Lenguado	Lenguado
Chordata	Actinopterygii	Pleuronectiformes	Cynoglossidae	<i>Symphurus</i>	Lengueta†	P. adspersus
Chordata	Actinopterygii	Scorpaeniformes	Normanichthyidae	<i>Normanichthys crockeri</i>	Camotillo del sur	Camotillo
Chordata	Actinopterygii	Scorpaeniformes	Scorpaenidae	<i>Scorpaena</i>	Pez diablo†	Scorpaena sp.
Chordata	Actinopterygii	Scorpaeniformes	Synanceiidae	<i>Antennarius avalonis</i>	Pez piedra	Otros Tropicales
Chordata	Actinopterygii	Scorpaeniformes	Triglidae	<i>Prionotus</i>	Falso volador	Prionotus sp.
Chordata	Actinopterygii	Siluriformes	Ariidae	<i>Galeichthys peruvianus</i>	Bagre	G. peruvianus
Chordata	Actinopterygii	Stomiiformes	Phosichthyidae	<i>Vinciguerria lucetia</i>	Pez linterna	V. lucetia
Chordata	Actinopterygii	Stomiiformes	Sternoptychidae	<i>Sternoptyx</i>	Luces de botella	Otros Demersales
Chordata	Actinopterygii	Stomiiformes	Stomiidae	<i>Chauliodus</i>	Pez serpiente	Otros Bentopelágicos
Chordata	Actinopterygii	Stomiiformes	Stomiidae	<i>Stomias</i>	Pez dragón	Stomias sp.
Chordata	Actinopterygii	Syngnathiformes	Syngnathidae	<i>Fistularia corneta</i>	Pez corneta†	F. corneta
Chordata	Actinopterygii	Syngnathiformes	Syngnathidae	<i>Hippocampus ingens</i>	Caballito de mar†	H. ingens
Chordata	Actinopterygii	Syngnathiformes	Syngnathidae	<i>Syngnathus</i>	Agujilla†	Syngnathus sp.
Chordata	Actinopterygii	Tetraodontiformes	Molidae	<i>Mola mola</i>	Pez luna	M. mola
Chordata	Actinopterygii	Tetraodontiformes	Ostraciidae		Peces vaca	Otros Tropicales
Chordata	Actinopterygii	Tetraodontiformes	Tetraodontidae	<i>Sphoeroides</i>	Tamborín	Sphoeroides sp.
Chordata	Reptilia	Chelonii			Tortugas	Tortugas

El mayor número de taxones fue encontrado dentro del *Phylum* Chordata, precisamente en la clase Chondrichthyes (peces cartilaginosos) y Actinopterygii (peces óseos). Estos grupos son los más vulnerables a la red de arrastre, sin embargo, organismos más pequeños también han sido registrados. Los taxones más representativos dentro de estos pequeños cordados vienen a ser los Salpidae (o Salpas) y Pyrosomatidae (o Piro-somas), las cuales forman grandes agregaciones y se vuelven vulnerables a la red de muestreo.

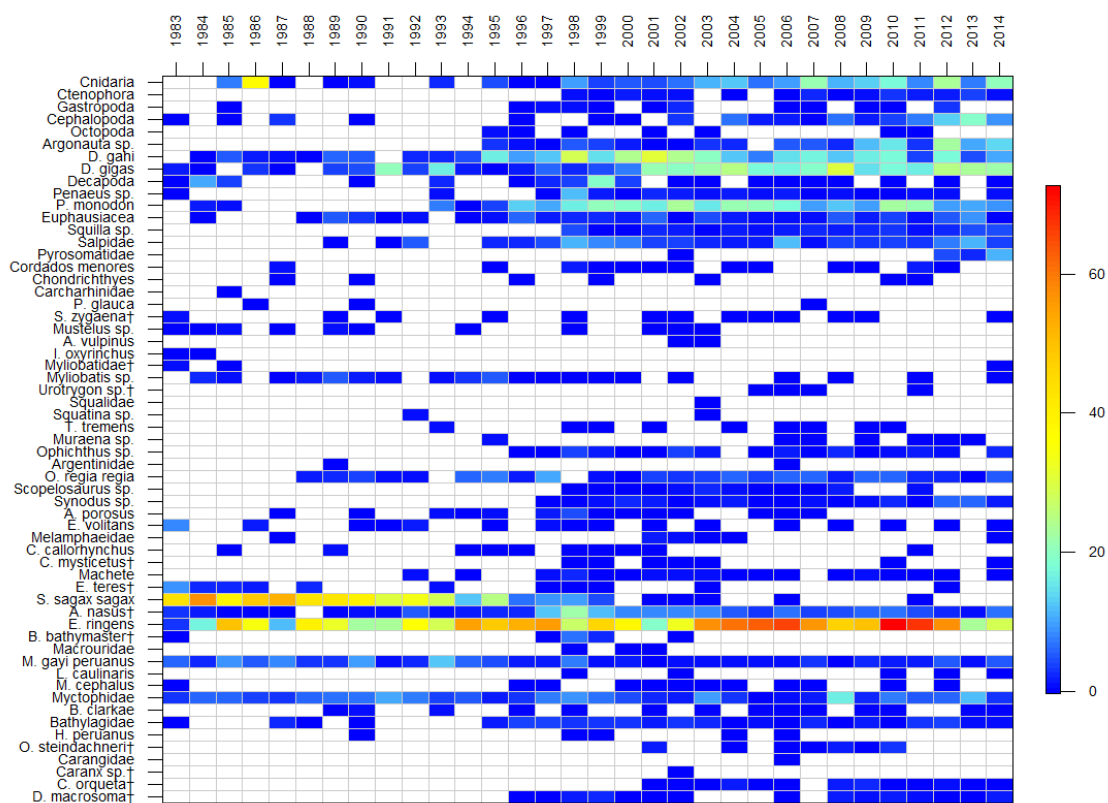


Figura 10: Índice de presencia temporal por taxón (Ver Ecuación 1). (†): Taxones que expanden su distribución espacial durante un fenómeno El Niño (Chirichigno, 1998).

Los peces cartilaginosos están compuestos por 13 taxones principales, entre tiburones, rayas y mantas, mientras que los peces óseos son mucho más diversos. Se pueden identificar peces de ambiente oceánico, nerítico, costero<sup>1</sup> y demersal, indistintamente de

<sup>1</sup>De aquí en adelante se referirá como la zona dentro de las primeras 10 millas náuticas de distancia a costa

la clasificación taxonómica. Además se encontraron un total de 31 taxones que se ven beneficiados por eventos cálidos como El Niño, muchos de los cuales son propios de aguas tropicales del norte del mar peruano. La Familia más diversa es Carangidae, del orden Perciformes, la cual cuenta con 9 especies de variadas características ecológicas, siendo la de mayor importancia comercial el Jurel.

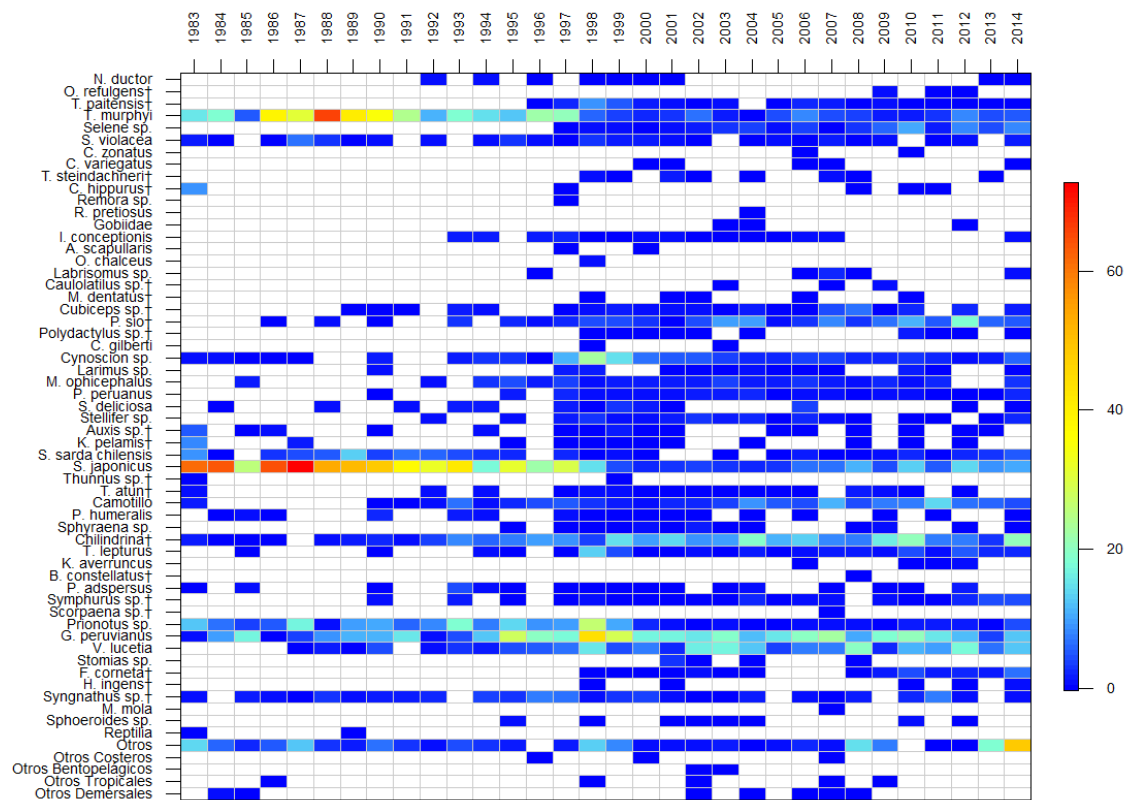


Figura 10: *continuación*

Se han observado fluctuaciones en la presencia temporal de los diferentes taxones, algunos de los cuales con una marcada tendencia (Figura 10). Por ejemplo, la Anchoveta ha tenido una presencia constante durante todos los años, siendo mayor a partir del año 2000. El mismo caso sucede para la Agujilla (*Syngnathus* sp.) y Bagre (*Galeichthys peruvianus*), los cuales muestran una presencia más uniforme. Así mismo, se pueden observar especies con una marcada temporalidad como es el caso de la Sardina (*Sardinops sagax sagax*), la cual fue dominante la década de los 80 para luego pasar a tener un índice de presencia cercano a cero para los últimos años. Para el caso

del Jurel y la Caballa la tendencia es muy similar a la observada para la Sardina. Otros taxones como algunos tiburones no muestran un claro patrón, siendo encontradas solo en ciertos años. Se logra distinguir que a partir de los primeros años de la década de 1990 taxones no antes reportados se hicieron presentes en la zona de estudio, siendo los casos de la Múnida y la Pota los más notorios.

La incidencia espacial muestra claras señales del comportamiento de cada taxón. Se identifican taxones netamente costeros como es el caso de Ayamarca (*Cetengraulis mysticetus*) o el Pez Fraile (*Aphos porosus*), o taxones con un habitat oceánico marcado como el Pez Iguana (*Synodus* sp.) o Mictófidos (Figura 27). Otros taxones como la Anchoqueta tienen una presencia uniforme a lo largo del mar peruano. Por el contrario, taxones como algunos tiburones han sido reportados solo una o dos veces a lo largo del periodo, por lo que no se puede inferir su comportamiento espacial en este estudio.

## 2 ANÁLISIS TEMPORAL

La serie de tiempo de la riqueza de taxones (cambio temporal diversidad gamma) estimada muestra una clara tendencia a aumentar a partir de los primeros años de la década del 1990, fluctuando de un ambiente con un promedio de 19 taxones a uno con 36 a partir de 1996 (Figura 11). La misma tendencia se puede observar para la riqueza observada, aunque esta tiende a disminuir ligeramente desde el 2001 al 2014. Se obtuvieron dos puntos de quiebre óptimos, los cuales corresponden a 1992 y 1996 (Figura 28, Tabla 12), lo que podría ser una evidencia de un posible cambio de régimen de este atributo de la comunidad durante estos años. Por consiguiente, de aquí en adelante se denominará a los años antes de 1992 como 'primer periodo', entre 1992 y 1996 como 'periodo de transición y desde 1996 al 2014 como 'segundo periodo', esto debido a los cambios en la riqueza media obtenidos.

La riqueza máxima, tanto observada como estimada, se registra para el año 1998, considerado como El Niño de magnitud Extraordinario según el ENFEN (Tabla 11), para luego declinar rápidamente y mantenerse a un nivel estable todo el segundo periodo. En general, la riqueza estimada para cada año es cercana a la media de su respectivo



periodo, con algunas desviaciones notorias como el año 1998, 2005 y 2013 (siendo el primero un año cálido y los dos últimos fríos).

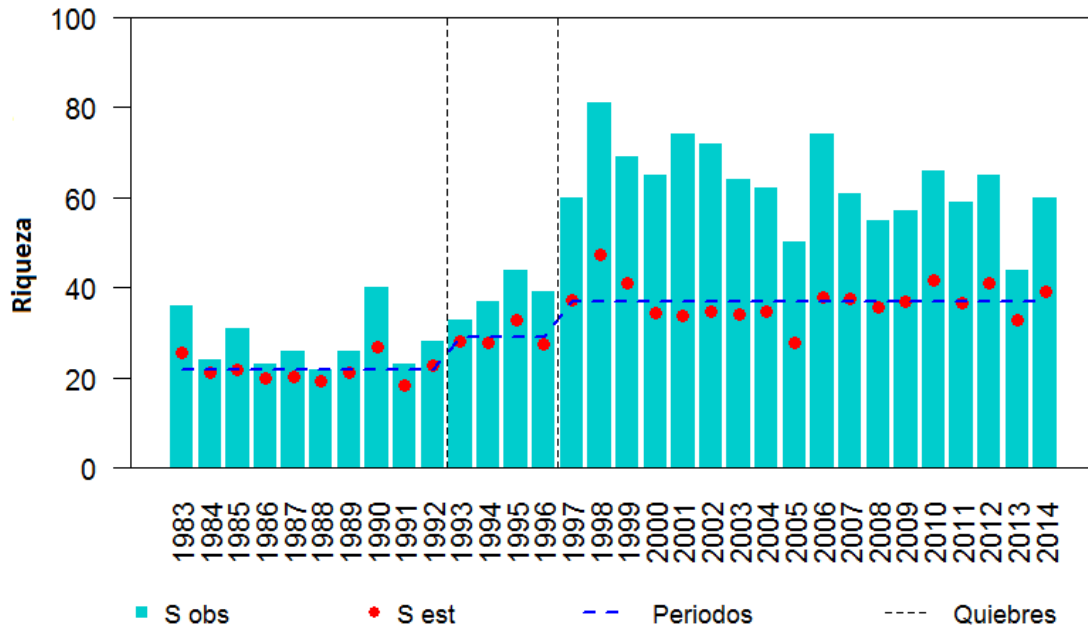


Figura 11: Serie anual de la riqueza estimada (S est) mediante método bootstrap (puntos rojos muestra la media de las 500 permutaciones). Se muestra la riqueza observada (S obs) que posee la misma tendencia. Dos puntos de quiebre fueron identificados (1992 y 1996).

Refiriéndonos a la riqueza de taxones, se acepta la primera hipótesis propuesta en este estudio: si se han producido cambios en la riqueza de taxones en el ambiente epipelágico del mar peruano.

Del análisis de cluster jerárquico se obtiene un óptimo de 5 grupos (Figura 12, Figura 29). Se puede observar que las agrupaciones encontradas siguen una secuencia temporal, con una alta similaridad desde 1983 a 1987, y desde 1988 a 1999 (ambos periodos divididos en dos agrupaciones cada uno). El periodo que comprende desde el 2000 al 2014 está comprendido en un solo grupo, mostrando una alta similitud en la composición de taxones, sobre todo el periodo 2002-2014. Buscando agrupaciones más finas no se logra ver alguna relación clara entre años El Niño o La Niña con excepción de 1997-1998

y 2009-2012-2014, que fueron considerados como El Niño (Ver Tabla 11).

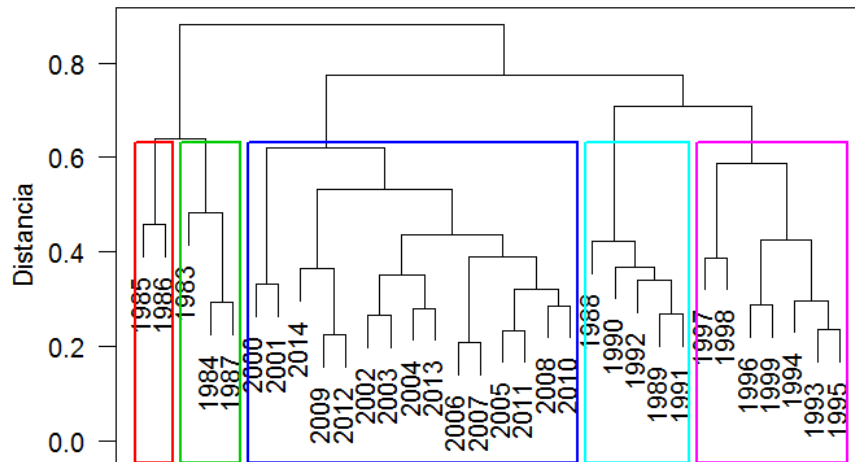


Figura 12: Cluster jerárquico empleado para agrupar los años bajo estudio en base a la composición de taxones. Se identifican 5 grupos óptimos (Grupo 1: Verde, Grupo 2: Rojo, Grupo 3: Aguamarina, Grupo 4: Púrpura, Grupo 5: Azul).

Similar al análisis cluster, el análisis de correspondencia también muestra una cierta secuencia temporal en la composición de taxones (diversidad beta temporal). La inercia es de 1.415, donde los dos primeros ejes (factores) explican un 46% de la varianza total (Figura 33). Se distingue un cambio en la composición del primer con el segundo periodo obtenido (Figura 13). Antes de 1996 los taxones dominantes fueron la Sardina, Jurel, Caballa, Merluza, Falso volador, y una mayor presencia de peces oceánicos como Perico, Tiburones, Melva y atunes. Por el contrario, después de 1996 el ambiente estuvo dominado por la Múnida, Calamar gigante y Medusas principalmente. La anchoveta tuvo presencia para ambos periodos, sin embargo, fue mayor para el segundo.

Por lo tanto, habiendo visto diferencias en la riqueza y composición de taxones en el tiempo, se acepta la primera hipótesis propuesta en este estudio: si se han producido cambios en la diversidad de taxones en el ambiente epipelágico del mar peruano desde 1983 al 2014.

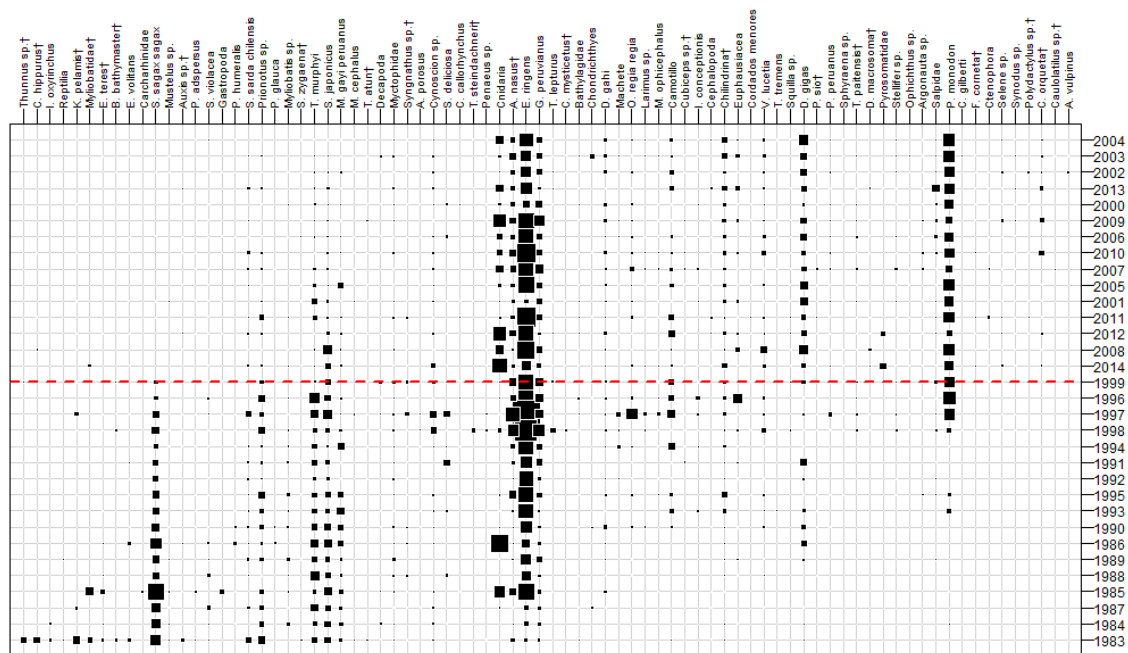


Figura 13: Biomasa media de taxones por año. Los taxones y los años son ordenados según su posición en el primer eje (factor) del análisis de correspondencia. La línea punteada separa periodos (a criterio del autor) con composiciones de taxones diferentes.

### 3 ANÁLISIS ESPACIAL

#### 3.1 Latitud

La riqueza de taxones estimada fue prácticamente igual para la zona 3-6°S, donde a partir de aquí se observó una leve tendencia a disminuir conforme se aleja del ecuador (Figura 14). La tendencia para la riqueza observada no es la misma, mostrando un máximo en el grado 6°S para luego disminuir conforme aumenta la latitud de una manera no constante, siendo estas diferencias explicadas por el método de remuestreo aplicado a la serie, evitando así una relación directa entre riqueza estimada y el número de lances muestreados. Los intervalos de confianza, en general, muestran una baja variabilidad en las estimaciones de diversidad de cada grado latitudinal ( $\bar{\sigma} = 3.5$ ).

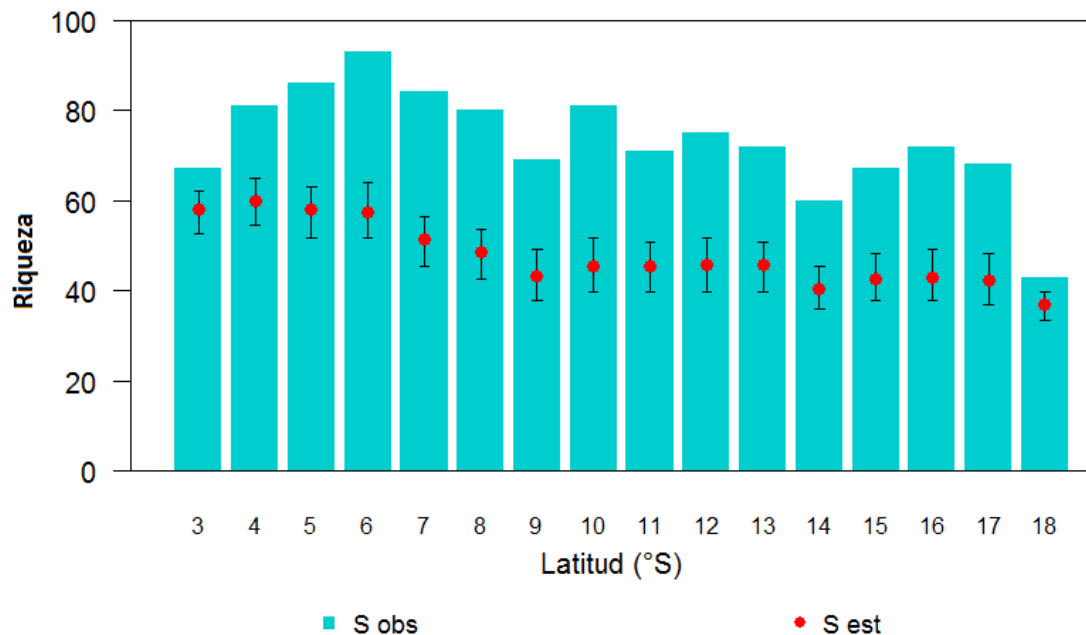


Figura 14: Serie latitudinal de riqueza estimada (S est) mediante método bootstrap (las líneas negras muestran estimaciones entre los percentiles 5% y 95% de los estimados, punto rojo es la media). Se muestra la riqueza observada (S obs) con una tendencia ligeramente diferente para las latitudes menores. El primer eje muestra todo el intervalo de latitud (e.g.  $4^{\circ}S$  comprende desde  $4^{\circ}00'00''$  hasta  $4^{\circ}59'59''$ )

Se obtienen tres agrupaciones óptimas a partir del análisis cluster, siendo dos de los tres grupos latitudes cercanas a los trópicos (Figura 15, Figura 30). Las latitudes a partir del grado  $6^{\circ}S$  hacia el sur muestran una alta similaridad en su composición de taxones, sin una tendencia latitudinal clara dentro de este grupo. Es preciso recordar que estas agrupaciones son las consideradas 'grupos de sitio' para el análisis de taxones indicadores presentado más adelante.

La Figura 16 muestra un gradiente latitudinal en la composición de taxones (diversidad beta). Se observan pocos taxones exclusivos de los grados latitudinales más cercanos al ecuador. Estos taxones son en su mayoría costeras (e.g. Barbudo, Jorobado, Pardo) y algunas oceánicas (e.g. Atún, Tiburones). Por el contrario, se encuentran que muchos taxones tienen una distribución latitudinal casi uniforme (e.g. Calamar gigante, Samasa,

Sardina común), con cierta preferencia a ambientes de la zona norte. Por último, algunos taxones parecen estar restringidas solo a ambientes ‘no tropicales’ (o asociadas a aguas más frías), como es el caso de la Anchoveta y la Múnida.

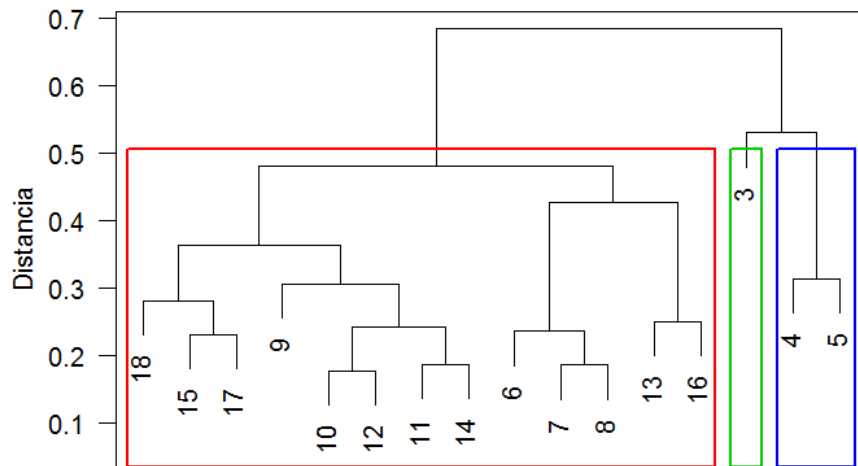


Figura 15: Cluster jerárquico empleado para agrupar las latitudes en base a la composición de taxones. Se identifican 3 grupos óptimos (Grupo 1: Verde, Grupo 2: Azul, Grupo 3: Rojo), los cuales serán tratados como ‘grupos de sitio’ para el análisis de taxones indicadores.

Por lo tanto, se puede afirmar parte de la segunda hipótesis: la riqueza de taxones es mayor a menores latitudes y disminuye conforme aumenta la latitud. A su vez, existen cambios en la composición de taxones entre un ambiente de latitudes bajas (3-5°S) a uno de latitudes mayores (6-18°S) principalmente.

Se encontró un taxón indicador para el área 6-18°S (Grupo 3) y un taxón indicador para el área 3-5°S (Grupo 1+2) (Tabla 4). Mismis (*Menticirrhus ophicephalus*) fue el taxón característico del Grupo 3, conformado por latitudes donde gobiernan aguas frías. Este taxón habita en fondos arenosos y areno-fangosos, principalmente en bahías de agua templadas y cálidas, habiendo sido reportada en Ecuador y desde Máncora a Talcahuano (Chile) (Chirichigno, 1998; Gonzáles, 2012). Por otro lado, se encuentra que el Torpedo (*Torpedo tremens*) es una especie característica de los Grupos 1 y 2, que están conformados por latitudes cercanas a los trópicos, corroborado por otros autores como una

especie netamente tropical (Luque, 2008).

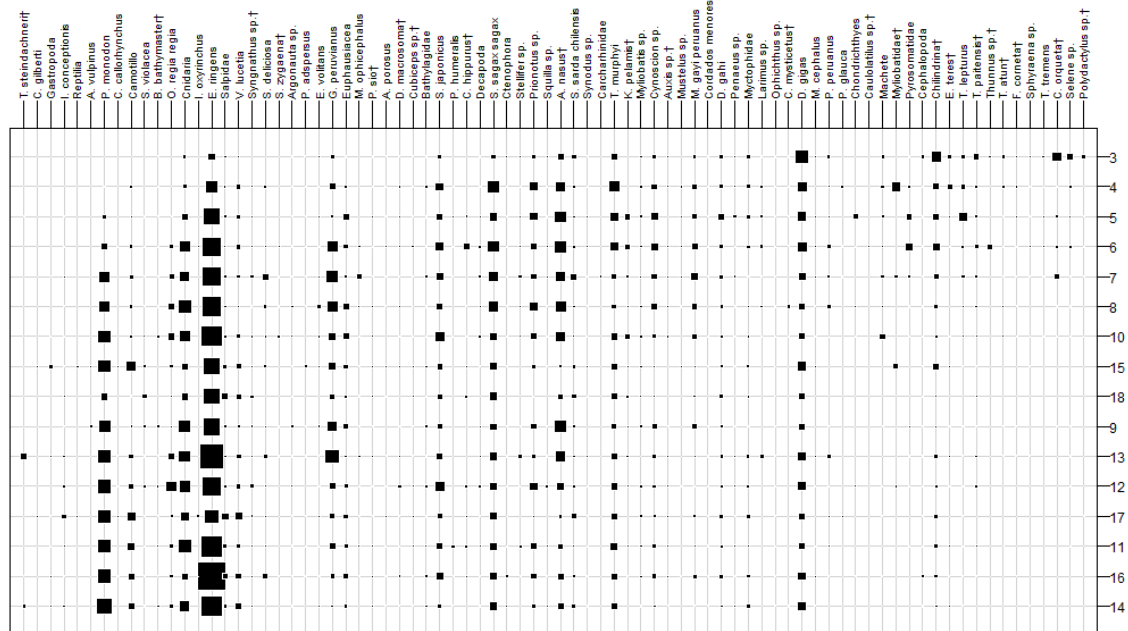


Figura 16: Biomasa media de los taxones por latitud. Los taxones y las latitudes fueron ordenadas siguiendo su posición en el primer eje del análisis de correspondencia, observándose un gradiente latitudinal en la composición de taxones.

Tabla 4: Taxones indicadores para 'grupos de sitio' según latitud. Según resultados del cluster jerárquico: Grupo 1+2 = 3-5°S, Grupo 3 = 6-18°S.

Taxón	Grupo	A	B	IndVal	<i>p-value</i>
M. ophicephalus	3	1	0.923	0.96	0.00697
T. tremens	1+2	0.897	1	0.947	0.03566

### 3.2 Distancia a la costa

La tendencia mostrada por la serie de riqueza estimada en función a la distancia a la costa (Figura 17) es similar a la encontrada para la latitud, con una mayor diversidad cerca a costa y una disminución conforme se aleja de esta. La variabilidad promedio de las estimaciones no fue alta ( $\bar{\sigma} = 3.11$ ), con una riqueza promedio para todos los

intervalos de 47 taxones. La tendencia para la riqueza observada es más marcada, con un mayor número de taxones dentro de las 10 primeras millas náuticas. Además, las mayores diferencias entre riqueza estimada y observada se dan para las primeras millas náuticas de distancia a costa.

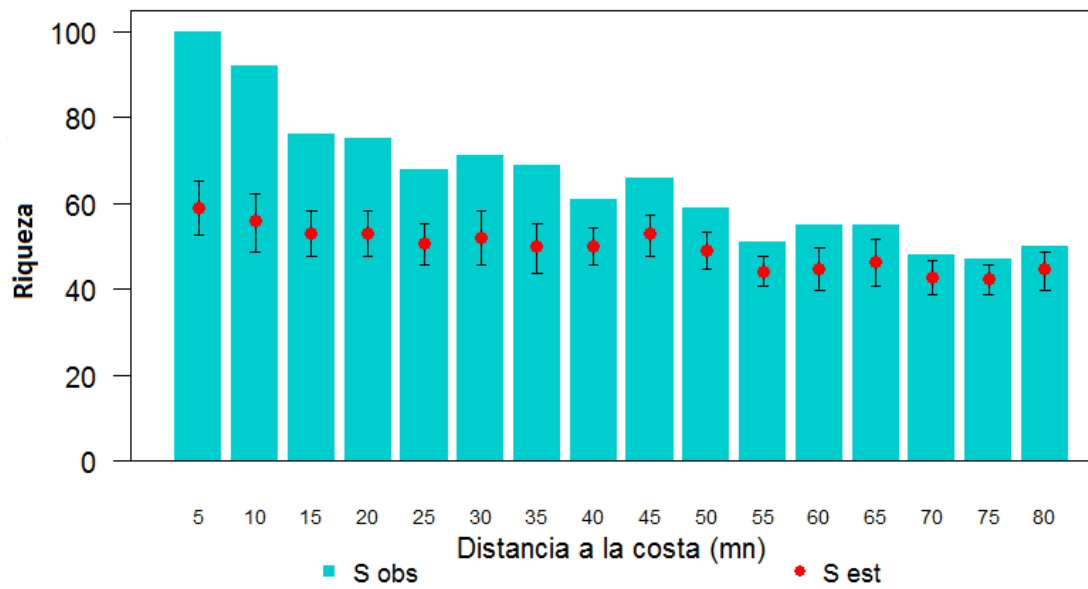


Figura 17: Serie de riqueza estimada (S est) en función a intervalos de distancia a la costa (e.g. 0-5 mn = 5) mediante método bootstrap (las líneas negras muestran estimaciones entre los percentiles 5% y 95% de los estimados, punto rojo es la media).

Se encontraron 4 grupos óptimos, todos con una similaridad relativamente baja (0.33) (Figura 18). El primer grupo está formado por las primeras 15 mn, los Grupos 2 y 3 tienen desde 15 hasta 75 mn y, por último, el Grupo 4 tiene al intervalo 75 - 80 mn. Se observa una tendencia espacial clara en estas agrupaciones, donde el Grupo 1 y 2 comprende un ambiente más cerca a la costa y el Grupo 3 y 4 un ambiente más alejada de esta.

Los resultados del análisis de correspondencia muestran una clara transición en la composición de taxones (diversidad beta, Figura 19). Alrededor de 30 taxones muestran un ambiente restringido a las 30 primeras millas náuticas de distancia a costa, todas con

un hábitat netamente costero y/o demersal (e.g. Corvina, Suco, Mojarrilla, Barbudo, etc.). Otros taxones muestran un hábitat más amplio, como es el caso de la Múnida, Anchoqueta, Bagre, etc. Por último, taxones como el Pez medusa o algunos tiburones muestran un hábitat claramente oceánico. Taxones que realizan migraciones verticales también se encuentran en intervalos alejados de costa (e.g. Mictófidis).

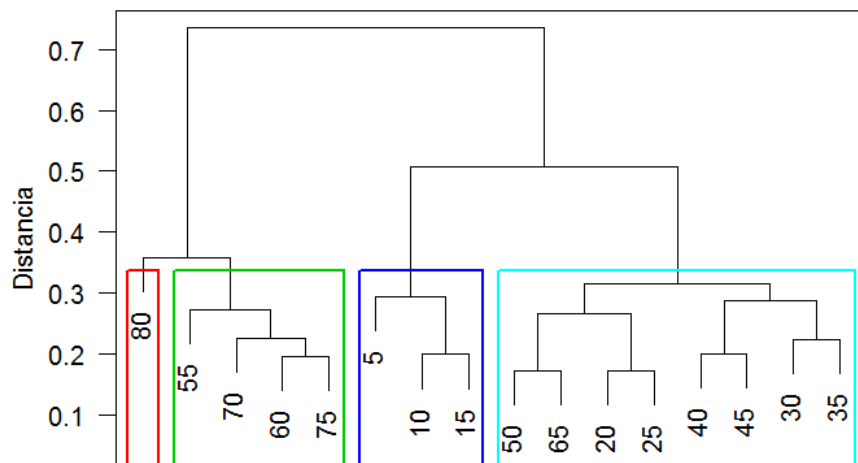


Figura 18: Cluster jerárquico empleado para agrupar intervalos de distancias a la costa (e.g. 0-5 mn = 5) en base a la composición de taxones. Se identifican 4 grupos (Grupo 1: Azul, Grupo 2: Aguamarina, Grupo 3: Verde, Grupo 4: Rojo), los cuales serán tratados como 'grupos de sitio' para el análisis de taxones indicadores.

Por lo tanto, se puede afirmar parte de la segunda hipótesis: la riqueza de taxones es mayor cerca a costa y disminuye conforme aumenta la distancia a esta. A su vez, existen cambios en la composición de taxones entre un ambiente cerca a la costa (~0-25 mn) a uno más alejado de esta (~30-80 mn).

Se encontraron 12 taxones indicadores de 'grupos de sitio', siendo en su totalidad de zonas cercanas a costa (Tabla 5). Para el Grupo 1 (de 0 a 15 mn de distancia a la costa) se encuentran 7 taxones: Pardo, Machete, Pámpano, Bereche, Ayamarca, Pez sierra, Torpedo, todas con una alta fidelidad ( $B = 1$ ) y las cuales son taxones catalogados como netamente costeros (Chirichigno, 1998). Para el caso del Grupo 1 y 2 (ambiente hasta



las 50 mn aproximadamente) se registran 5 taxones indicadores: Samasa, Camotillo, Pejerrey, Chilindrina y Langostinos, siendo también de hábitat costero pero que pueden expandir su distribución según la zona o condición ambiental del momento.

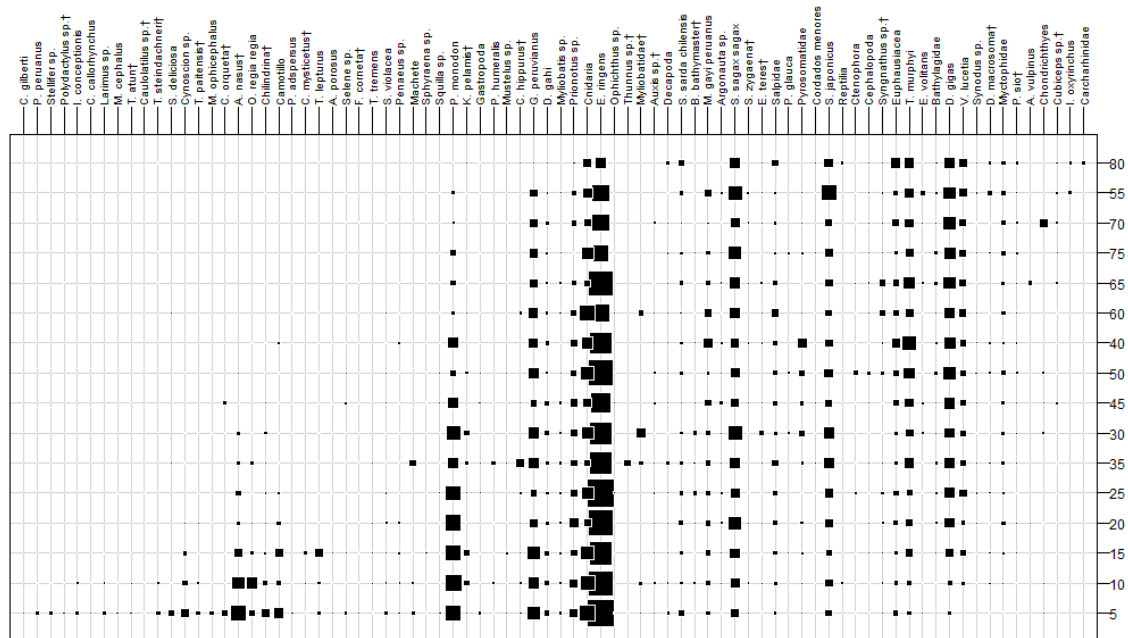


Figura 19: Biomasa media de los taxones por distancia a costa. Los taxones y la distancia a la costa fueron ordenadas siguiendo su posición en el primer eje del análisis de correspondencia, observándose un gradiente en la composición de taxones.

### 3.3 Distancia al talud

La tendencia de la serie de riqueza estimada es diferente a las obtenidas anteriormente, teniendo la máxima riqueza sobre el talud continental y una riqueza ligeramente mayor en la zona sobre la plataforma continental en comparación a la de mar abierto (Figura 20). A su vez, una mayor estabilidad se observa en el ambiente oceánico, donde parece ser que el gradiente desaparece a partir de los 25 km de distancia al talud. La serie tiene una riqueza promedio de 62.6 taxones, con una desviación estándar 2.9 en las estimaciones para cada intervalo. La tendencia de la riqueza observada es muy similar a la estimada, por lo que el efecto del re-muestreo fue mínimo para esta variable.

Tabla 5: Taxones indicadores para 'grupos de sitio' según distancia a costa. Siguiendo resultados del cluster jerárquico: Grupo 1 = 0-15 mn, Grupo 1+2 = 0-50 mn.

Taxón	Grupo	A	B	IndVal	<i>p-value</i>
A. nasus	1+2	1	0.818	0.905	0.00827
Camotillo	1+2	1	0.909	0.953	0.00492
O. regia regia	1+2	1	0.818	0.905	0.00835
Chilindrina	1+2	0.889	1	0.943	0.0105
C. orqueta	1	0.727	1	0.853	0.02616
Machete	1	0.889	1	0.943	0.00579
T. paitensis	1	0.727	1	0.853	0.02616
Larimus sp.	1	0.889	1	0.943	0.00546
C. mysticetus	1	1	1	1	0.00182
T. atun	1	0.889	1	0.943	0.01154
T. tremens	1	0.8	1	0.894	0.04166
Penaeus sp.	1+2	0.882	0.909	0.896	0.04166

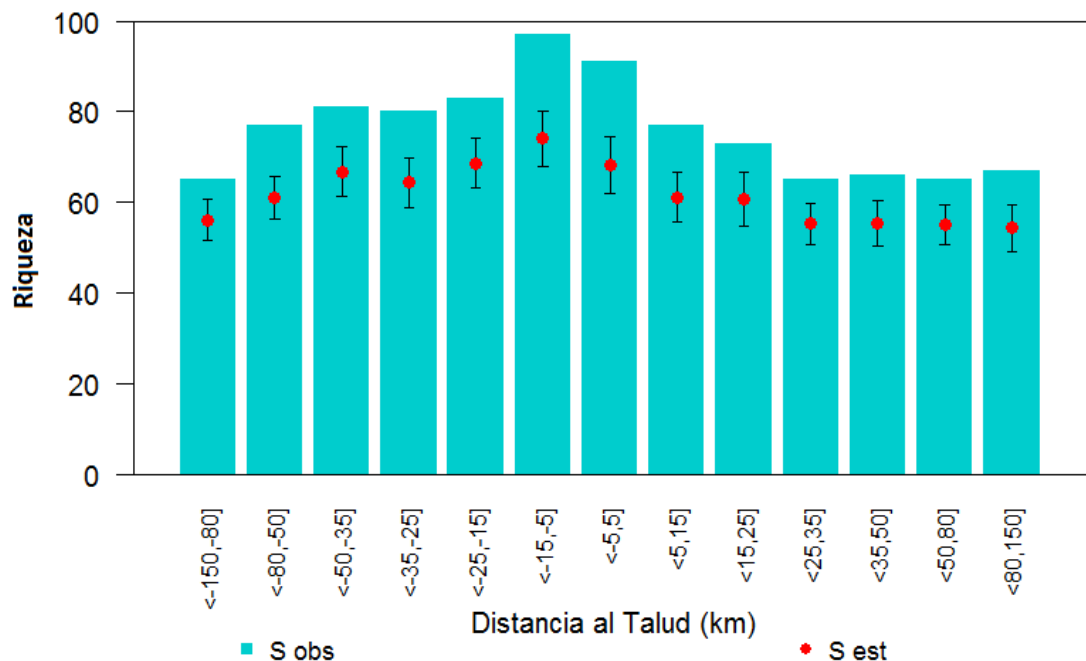


Figura 20: Riqueza estimada (S est) para diferentes intervalos de distancia al talud mediante método bootstrap (las líneas negras muestran los percentiles 5% y 95% de los estimados, puntos rojos es la media). Se muestra la riqueza observada (S obs). Los extremos negativos de los intervalos significan que se encuentra en la zona nerítica y los extremos positivos en la zona oceánica.

Se encuentran dos grupos óptimos con una alta similaridad (0.55) (Figura 21, Figura 32). Estos grupos están claramente delimitados por el talud continental, siendo el Grupo 1 la zona sobre la plataforma o nerítica y el Grupo 2 la parte oceánica. Sin embargo, dentro de cada grupo no se diferencia un claro gradiente, siendo ligeramente más notorio para la zona fuera de la plataforma. Estos grupos serán utilizados como ‘grupos de sitio’ en el análisis de taxones indicadores.

Similar a los resultados obtenidos del cluster jerárquico, el análisis de correspondencia delimita dos zonas con composiciones de taxones diferentes (Figura 22). Una zona es la comprendida sobre la plataforma continental, la cual está compuesta principalmente por taxones costeros (e.g. Ayamarca, Machete, Suco, Samasa) y neríticas (e.g. Múnida, Bagre, Camotillo). Por otro lado, la otra zona tiene taxones con un comportamiento oceánico (e.g. Tiburones, Pez medusa, Pez iguana) y transzonal (e.g. Sardina, Caballa, Jurel, Calamar gigante). Las Medusas y la Anchoveta muestran una distribución uniforme a lo largo de todos los intervalos. Se puede observar que este cambio en la composición de taxones es gradual, de un ambiente con taxones costeros y neríticas a uno restringido a taxones con hábitat netamente oceánico.

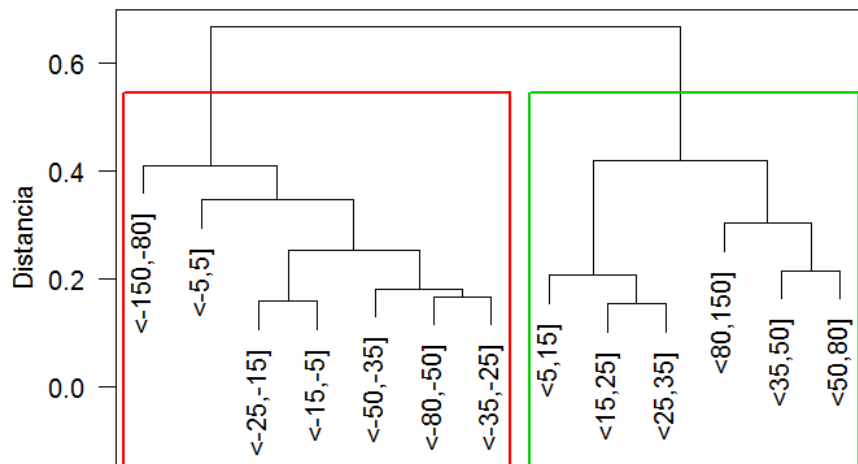
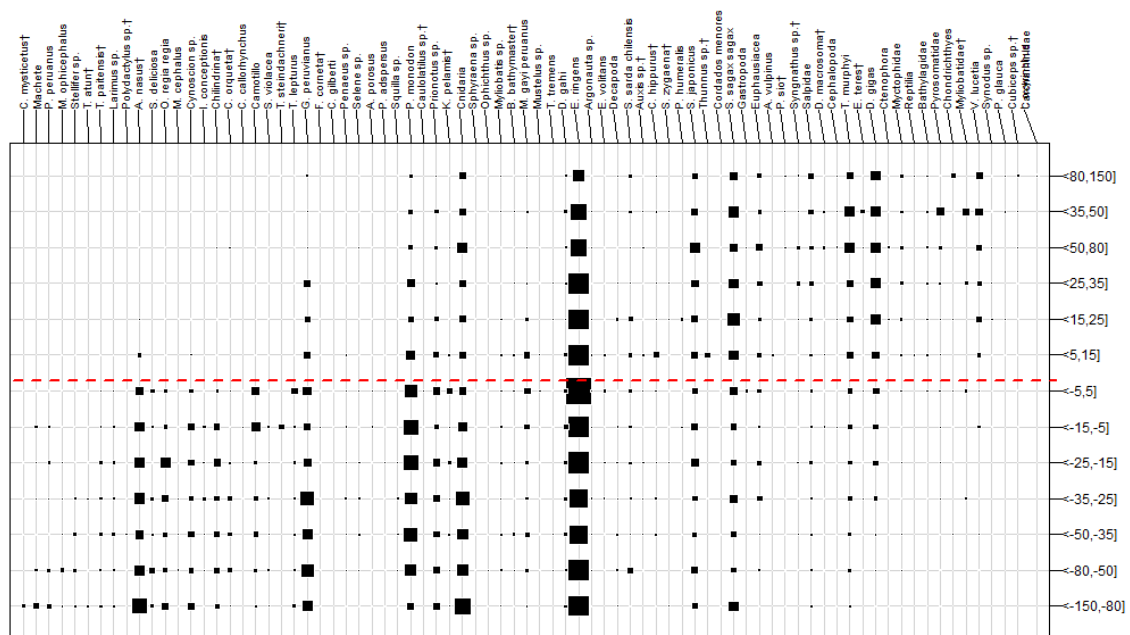


Figura 21: Cluster jerárquico empleado para agrupar los intervalos de distancia al talud en base a la composición de taxones (Grupo 1: Rojo, Grupo 2: Verde), los cuales serán tratados como ‘grupos de sitio’ para el análisis de taxones indicadores.

La mayoría de taxones indicadores encontrados corresponden a la zona nerítica (12 taxones), mientras que apenas dos taxones se encontraron indicadores del ambiente oceánico (Tabla 6). Todas los taxones indicadores del Grupo 1 ya han sido reportados como netamente costeros en trabajos anteriores (Vildoso *et al.*, 1999). Para la parte oceánica solo se identifican dos taxones indicadores: los Gasterópodos (Techostomata) y el Tiburón azul, siendo el primero asociada a aguas oceánicas y el segundo taxón conocido por sus hábitos oceánicos y con rara presencia cerca a la costa (Vildoso *et al.*, 1999; Chirichigno, 1998).



66

Tabla 6: Taxones indicadores para 'grupos de sitio' según distancia al talud. Según resultados del cluster jerárquico: Grupo 1 = Zona nerítica, Grupo 2 = Zona oceánica.

Taxón	Grupo	A	B	IndVal	<i>p-value</i>
S. deliciosa	1	1	1	1	$7e^{-04}$
Machete	1	1	1	1	$7e^{-04}$
P. peruanus	1	1	1	1	$7e^{-04}$
T. paitensis	1	0.857	1	0.926	0.00467
Larimus sp.	1	0.857	1	0.926	0.00467
Stellifer sp.	1	0.857	1	0.926	0.00467
I. conceptionis	1	0.857	1	0.926	0.00467
M. ophicephalus	1	0.857	1	0.926	0.00467
Gastropoda	2	0.778	1	0.882	0.02083
C. mysticetus	1	1	0.857	0.926	0.00466
M. cephalus	1	0.857	1	0.926	0.00466
T. atun	1	0.857	1	0.926	0.00463
P. glauca	2	1	0.667	0.816	0.02177
Polydactylus sp.	1	0.857	1	0.926	0.00485

En base a los resultados de los análisis de taxones indicadores por latitud, distancia a costa y distancia al talud, se puede afirmar la tercera hipótesis: si existen taxones indicadores para determinadas áreas geográficas (según al tipo de variable espacial que se refiera).

### 3.4 Análisis geoestadístico

La distribución espacial de la diversidad en el ambiente epipelágico obtenida a partir del kriging simple muestra sus mayores valores cercanos a la costa y en la zona norte del litoral peruano (Figura 23). A su vez, estas zonas son la que menor variabilidad reportan, por lo que se puede deducir que esta tendencia ha sido constante a lo largo de los años. La zona de menor diversidad se encuentra entre el grado  $12^{\circ}S$  y  $16^{\circ}S$ , fuera de las 40 millas náuticas, sin embargo, esta misma zona es la que mayor variabilidad posee por lo que podría variar mucho interanualmente como consecuencia de eventos oceanográficos.

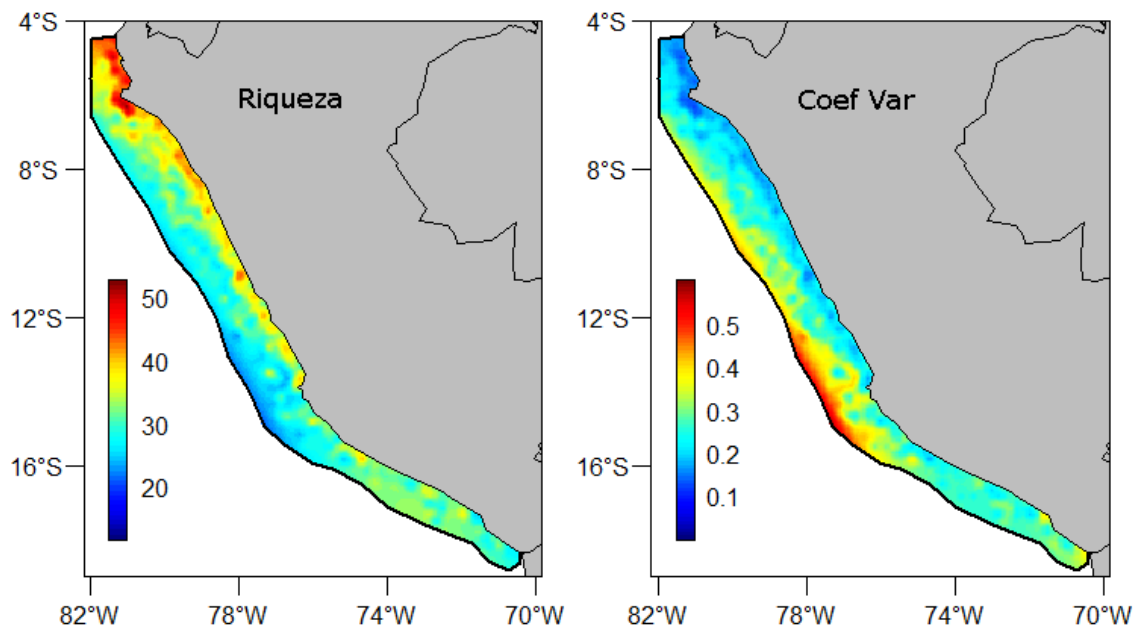


Figura 23: Mapa de riqueza y su coeficiente de variación obtenida mediante kriging simple (1983-2014) utilizando un modelo esférico.

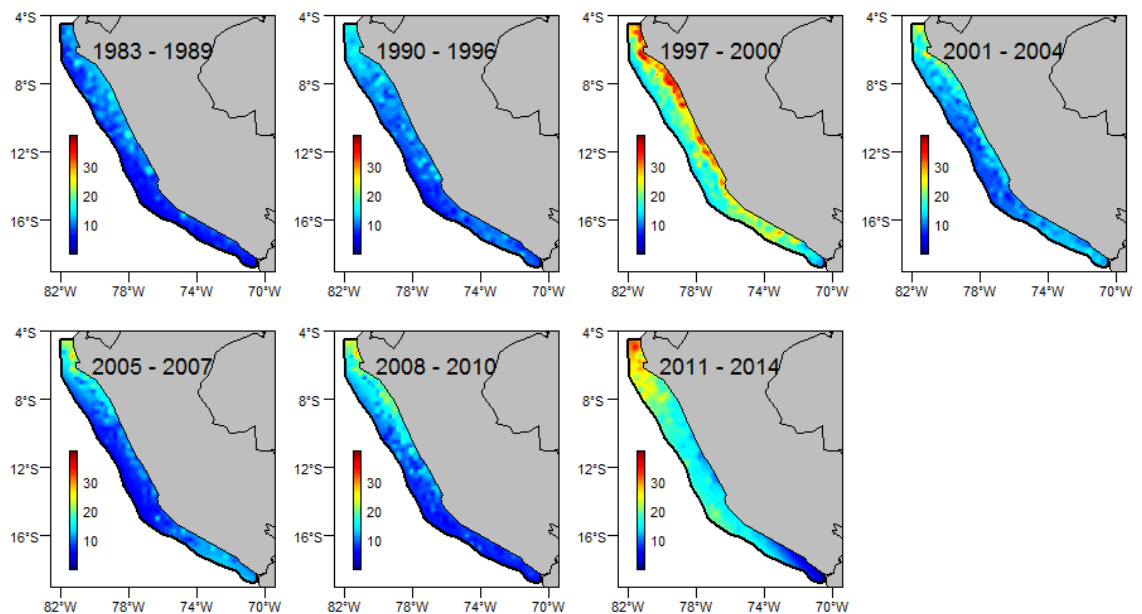


Figura 24: Mapas de riqueza obtenida mediante kriging simple para diferentes periodos (Ver Tabla 2).

En general, la manera en que la diversidad se distribuye para los diferentes periodos de tiempo elegidos ha seguido el mismo patrón explicado en el párrafo anterior (Figura 24). Se puede notar que para los periodos 1983-1989 y 1990-1996 la riqueza de taxones fue baja en comparación a los demás periodos, lo que es corroborado con la serie de tiempo de riqueza estimada (Figura 11). Estos mismos periodos no muestran una concentración notoria de la diversidad, siendo ligeramente mayor en la zona norte y dentro de las primeras millas de la costa. El periodo 1997-2000 (que incluye a El Niño 1997-1998) muestra la mayor riqueza en comparación con los demás periodos, donde su más alta concentración se da dentro de las primeras 15 millas náuticas extendiéndose hasta el grado  $13^{\circ}S$  aproximadamente. Los periodos 2001-2004, 2005-2007 y 2008-2010 tienen una distribución similar, con la mayor diversidad en zona norte y cercana a la costa y una baja diversidad en la zona sur y oceánica. Por último, el periodo 2011-2014 muestra un aumento de la diversidad en la zona oceánica en comparación a los demás periodos, teniendo una distribución más uniforme dentro del área de estudio.

#### **4 ASOCIACIONES DE ESPECIES**

Se analizaron diferentes número de asociaciones, donde el que mejor amplitud de silueta promedio obtuvo fue el de ocho grupos ( $\bar{SW} = 0.32$ , Tabla 7).

El Grupo 1 se encuentra conformado por tres taxones con alta afinidad ( $\bar{SW} = 1$ ), típicos de un ambiente nerítico-costero y asociados a ambientes fríos. Se discutirá más adelante si el taxón ‘Camotillo’ podría estar asociado a la zona sur o norte del área bajo estudio.

El Grupo 2 está formado por ocho taxones, tres de las cuales mostraron un  $SW$  menor a 0.5 (Medusas, Pez medusa y Pez linterna). Los demás taxones comparten la característica de poseer una distribución espacial amplia (Figura 27), pudiéndose encontrarlos desde la zona cercana a la costa hasta ambientes oceánicos. Para el caso de los Er- rantes y el Calamar patagónico, ambos reportan la mayor afinidad al grupo.

El Grupo 3 tiene a nueve taxones, cinco de los cuales tiene una alta afinidad a este grupo ( $SW > 0.7$ ). Estos cinco taxones tienen la característica de habitar en un ambiente estrictamente costero, con excepción del Bagre, el cual se le puede encontrar hasta fuera

de las 30 mn (Figura 27). Los otros cuatro taxones poseen un  $SW = 0$ , sin embargo, su distribución es muy similar a los otros taxones del grupo, con una mayor afinidad a la zona norte centro del litoral peruano.

Cinco taxones forman el Grupo 4, todos ellos con un alto  $SW (> 0.7)$ . Estos taxones tienen un comportamiento transzonal, siendo encontrados cerca a la costa como también en un ambiente oceánico (Figura 27). Es importante también considerar la variable tiempo, ya que tres de estos cinco taxones (Sardina, Jurel y Caballa) fueron predominantes la década de los 80 y tuvieron una alta co-ocurrencia (Figura 13).

El Grupo 5 está conformado por diez taxones. En general, todos los taxones que conforman este grupo tienen una amplia distribución, sin embargo, lo que caracteriza a todos ellos es que tienen preferencia por un ambiente oceánico, precisamente fuera de la plataforma continental (Figura 27). Se puede apreciar que 'Otros' está presente dentro de este grupo, aunque con un  $SW$  menor (0.22).

El sexto grupo está conformado por siete taxones, seis de ellos con una aceptable afinidad ( $SW > 0.4$ ). La característica que comparten es su hábitat demersal en su mayoría (e.g. Merluza, Falso volador), con preferencia a ambientes cerca al ecuador.

El Grupo 7 es el que posee el mayor número de taxones, todos ellos con una baja afinidad ( $SW < 0.1$ ). Es importante observar el 'grupo vecino' ( $CN$ ) para cada taxón, ya que se puede deducir ciertos atributos de cada una de ellas. Un grupo de tiburones y peces oceánicos (e.g. Perico, Auxis) tienen como  $CN$  al Grupo 1, el cual está compuesto principalmente de peces neríticos. Especies de ambiente oceánico como Barrilete, Agujilla, Jurel fino y Lisa voladora tienen como  $CN$  al Grupo 4, el cual está conformado por taxones principalmente de comportamiento transzonal. Taxones de ambiente costero como Pejegal, Lenguado, Fistularia, Ayamarca, Barbudo, Cangrejos y Lisa tienen al Grupo 3 como  $CN$ , el cual también está conformado por taxones costeros.

Por último, el Grupo 8 está compuesto por siete taxones principalmente costeros, sin embargo, cinco con un  $SW$  bajo ( $< 0.5$ ). Todas ellas (con excepción de Selene) tienen como  $CN$  al Grupo 3, el cual también está conformado por taxones de hábitat costero.



Tabla 7: Asociaciones de taxones. Se identifican un total de 8 grupos o asociaciones. *SW* mide el grado de asociación de un taxón a su grupo.

Taxón	Grupo	CN	SW	Taxón	Grupo	CN	SW
P. monodon	1	2	1.0000	Synodus sp.	5	2	0.3333
Camotillo	1	3	1.0000	Otros	5	6	0.2222
E. ringens	1	3	1.0000	Penaeus sp.	6	3	1.0000
P. sio	2	5	1.0000	M. gayi peruanus	6	4	1.0000
D. gahi	2	5	1.0000	Prionotus sp.	6	3	1.0000
Gastropoda	2	5	0.6825	B. bathymaster	6	2	0.6667
Argonauta sp.	2	5	0.6429	Ophichthus sp.	6	2	0.5556
Cnidaria	2	5	0.2857	A. porosus	6	1	0.5000
Cubiceps sp.	2	5	0.1837	T. lepturus	6	8	0.0000
V. lucetia	2	5	0.0000	C. hippurus	7	1	0.0667
M. ophicephalus	3	8	1.0000	Auxis sp.	7	1	0.0333
I. conceptionis	3	7	1.0000	Mustelus sp.	7	1	0.0333
G. peruvianus	3	6	1.0000	Myliobatidae	7	1	0.0000
S. deliciosa	3	1	0.8125	Thunnus sp.	7	1	0.0000
P. peruanus	3	8	0.7812	Chondrichthyes	7	1	0.0000
A. nasus	3	8	0.0000	Myliobatis sp.	7	1	0.0000
O. regia regia	3	1	0.0000	S. zygaena	7	1	0.0000
Chilindrina	3	8	0.0000	A. vulpinus	7	1	0.0000
Cynoscion sp.	3	8	0.0000	I. oxyrinchus	7	1	0.0000
T. murphyi	4	7	1.0000	P. glauca	7	1	0.0000
S. sagax sagax	4	6	1.0000	T. tremens	7	1	0.0000
S. japonicus	4	6	1.0000	Reptilia	7	1	0.0000
E. teres	4	1	0.7500	Carcharhinidae	7	1	0.0000
S. sarda chilensis	4	7	0.7417	C. callorhynchus	7	3	-0.0805
Myctophidae	5	2	1.0000	S. violacea	7	2	-0.1250
D. gigas	5	2	1.0000	T. steindachneri	7	6	-0.1429
Cephalopoda	5	2	1.0000	P. adspersus	7	3	-0.1667
Euphausiacea	5	2	0.8222	K. pelamis	7	4	-0.1724
Squilla sp.	5	6	0.6111	F. corneta	7	3	-0.1954
Salpidae	5	2	0.5556	Syngnathus sp.	7	4	-0.2000
Ctenophora	5	2	0.4667	D. macrosoma	7	4	-0.2000
Bathylagidae	5	2	0.4667	E. volitans	7	4	-0.2000

Tabla 7: *continuación*

Taxón	Grupo	CN	SW	Taxón	Grupo	CN	SW
C. mysticetus	7	3	-0.2222	Machete	8	3	1.0000
Pyrosomatidae	7	5	-0.2759	T. paitensis	8	3	0.5000
Sphyraena sp.	7	8	-0.2857	Selene sp.	8	2	0.3333
P. humeralis	7	6	-0.2857	T. atun	8	3	0.2500
Cordados menores	7	5	-0.3000	Larimus sp.	8	3	0.2500
Polydactylus sp.	7	3	-0.3103	C. orqueta	8	3	0.1000
Decapoda	7	3	-0.3333	Stellifer sp.	8	3	-0.5556
M. cephalus	7	3	-0.4253				

Por lo tanto, la cuarta hipótesis se afirma, evidenciando que existen grupos o asociaciones de taxones con alta co-ocurrencia.

Los resultados presentados responden todas las preguntas y objetivos propuestos. Se ha intentado estandarizar y se han empleado técnicas estadísticas para el correcto uso de una serie de tiempo de más de 30 años.

## Capítulo VII

# DISCUSIÓN

### 1 CARACTERIZACIÓN

A pesar de los diversos *Phyla* encontrados, el número de especies, y taxones en general, registradas por los CERP a lo largo del periodo de estudio es mucho menor a lo hecho por otros autores (Vildoso *et al.*, 1999), lo que pone en evidencia que la diversidad de taxones en este estudio está claramente subestimada. Entre las posibles causas de esta subestimación encontramos: el objetivo principal de los CERP y la resolución en la identificación taxonómica de las especies.

Dentro de los principales objetivos de un CERP se encuentra la evaluación oceanográfica y la estimación de biomasa de los principales recursos pelágicos dentro del mar peruano (IMARPE, 2012). Dada la gran importancia actual, tanto científica como económica, que conlleva a evaluar la biomasa de Anchoveta, la logística dentro de un CERP está orientada principalmente para la evaluación de este recurso, trayendo como consecuencia que los puntos de muestreo en su gran mayoría, y principalmente en los últimos 25 años, sean zonas con alta presencia de esta especie, lo que implica que no se realice un muestreo realmente aleatorio que cumpla con el objetivo de muestrear el mayor número de especies. Sin embargo, este sesgo se ha mantenido durante todo el tiempo estudiado, por lo que los resultados pueden ser comparables a lo largo de los años.

Otro de los posibles factores influyentes en la subestimación de la diversidad encontrada es la resolución en la identificación taxonómica que se da dentro de un CERP. Dada la complejidad en la identificación de organismos marinos (principalmente los de *Phyla* inferiores), diferentes especialistas son necesarios para una correcta identificación de las especies, lo que en un CERP puede ser algo difícil de llevar a cabo, principalmente

por motivos logísticos. Sin embargo, tomando como referencia bases científicas, una resolución taxonómica hasta el nivel de especie no es un requisito necesario para observar cambios en la diversidad de una comunidad, ya que categorías superiores pueden ser utilizadas como reemplazo (Timms *et al.*, 2013; Terlizzi *et al.*, 2009; Bowman y Bailey, 1997). Por lo tanto, analizar los cambios en la diversidad de taxones pueden dar evidencia de cambios en la comunidad en general.

Por lo tanto, los sesgos y limitaciones mencionados no invalidan los resultados presentados aquí debido a que, como ya se mencionó, el objetivo no es tener un conocimiento de todas las especies que habitan el ambiente bajo estudio, si no evaluar cambios en la comunidad a través de variaciones en los taxones encontrados.

Los taxones reportados en la Tabla 3 son todos macroscópicos, en su mayoría nectónicos, siendo la clase Actinopterygii la que mayor resolución en la identificación taxonómica alcanzó. Sin embargo algunos taxones, a pesar de no tener el suficiente tamaño para caer dentro de la red, han registrado presencia (e.g. Eufáusidos), esto debido a que suelen formar grandes agregaciones (Letessier *et al.*, 2011) y se vuelven vulnerables a la red de muestreo. Por lo tanto, el mayor sesgo en el número de taxones reportado se daría en los *Phyla* inferiores, sin embargo ellos representan una pequeña fracción de la muestra. Para trabajos especializados en cada *phylum* ver Sanchez (2000), Ayón *et al.* (2008), Quiñones *et al.* (2015), entre otros.

También es importante considerar las migraciones verticales de los taxones reportados. Grupos como los Mictófidos son considerados como mesopelágicas, lo cual escapa a la zona bajo estudio, sin embargo, durante las noches realizan migraciones verticales y se acercan a la superficie (Cornejo y Koppelman, 2006), donde se vuelven vulnerables a la red de muestreo. Dado que este es un comportamiento natural de estos taxones y que normalmente se realizan igual número de lances durante el día y la noche en un CERP, no existe sesgo temporal o espacial en el registro de estos grupos.

Las fluctuaciones temporales en la incidencia de los diferentes taxones pueden haberse visto influenciadas por los motivos antes expuestos, sin embargo, pueden ser en gran parte explicadas por los cambios en el ecosistema durante el periodo de estudio (Chavez

*et al.*, 2003). El ejemplo más conocido y estudiado son los cambios en las poblaciones de Anchoveta y Sardina (Gutiérrez *et al.*, 2007; Bertrand *et al.*, 2004; Chavez *et al.*, 2003), donde la alternancia en la dominancia de estas dos especies, posiblemente mediados por los niveles de productividad del ambiente (Bertrand *et al.*, 2011), también se ha visto reflejada en los resultados de este estudio. Otro ejemplo claro es el apreciado con el Jurel en aguas peruanas, donde fue muy abundante durante la década de 1980 para luego disminuir su abundancia progresivamente hasta que a inicios de los 2000 su presencia en aguas peruanas fue menor (Espino, 2013). También es interesante dar a resaltar la mayor presencia de Salpas en los muestreos durante los últimos años, favorecidas con el aumento de la productividad observado en este ecosistema en las últimas dos décadas (Le Fevre *et al.*, 1998; Gutiérrez *et al.*, 2016).

Al igual que las fluctuaciones temporales en la incidencia de algunos taxones, la distribución espacial de estos nos muestran claras preferencias de hábitat. El ejemplo más claro es el taxón de peces mictófidios, componente muy importante de ecosistemas oceánicos (Cornejo y Koppelman, 2006), donde se observa una preferencia a áreas fuera de la plataforma debido a su afinidad por zonas con alta profundidad. Como ya se mencionó, la mayoría de taxones encontrados tienen preferencia por zonas costeras y otros son de un ambiente cosmopolita. Se debe tener presente que esta información integra 32 años de datos, por lo que el área de distribución mostrado para cada taxón puede que no sea el propio bajo condiciones normales y se muestren algunas zonas de expansión bajo determinados eventos oceanográficos (e.g. El Niño/La Niña). El caso de la Anchoveta es el más conocido, expandiendo su distribución bajo eventos La Niña y contrayéndose cerca a la costa en fenómenos como El Niño (Bertrand *et al.*, 2004; Castillo *et al.*, 2015).

## **2 ANÁLISIS TEMPORAL**

Se han observado cambios en la diversidad gamma y diversidad beta en una escala temporal en la zona norte de la Corriente de Humboldt entre 1983 y 2014. Un cambio de un periodo de menor a uno con mayor riqueza se ha identificado, lo que ha ido acompañado

de una transición de un ecosistema dominado por taxones de aguas cálidas a taxones típicos de aguas frías para el segundo periodo. Un posible punto de quiebre en la serie de tiempo pudo haberse dado entre 1992 y 1996, según los resultados obtenidos mediante el test de Chow; por lo que se puede identificar dos regímenes, el primero desde 1983 a ~1994 y el segundo desde ~1994 al 2014. Si bien un posible efecto de las variaciones en el esfuerzo de muestreo y la capacidad de identificación hasta la categoría de Especie pudo haber tenido alguna influencia sobre los resultados finales, se considera que estos serían menores comparados con los cambios vistos en el ecosistema durante estos años (Chipollini *pers. comm.*).

Una serie de cambios en las condiciones ambientales durante la década de los 90 (Gutiérrez *et al.*, 2016) trajo consigo variaciones en la abundancia de diferentes grupos taxonómicos a distintos niveles tróficos (Alheit y Niquen, 2004). Por ejemplo, Alegre *et al.* (2015) encontraron un cambio en la riqueza de especies presentes en la dieta de Jurel a partir de 1992, donde se pasó de una época con presas menos diversa y con dominancia de Eufáusidos a una de mayor riqueza donde los copépodos, larvas, Múnida, entre otros, fueron los dominantes. Así mismo, Gutiérrez *et al.* (2007) detecta cambios en la distribución espacial de Anchoqueta y Sardina, mientras que Alheit y Niquen (2004) y Chavez *et al.* (2003) mencionan cambios en la abundancia para estas mismas especies. Organismos que componen el zooplancton también sufrieron cambios reportados por Ayón *et al.* (2011), donde se pasó de un ambiente dominado por zooplancton pequeño a uno donde el macrozooplancton tomó mayor abundancia. Interesantemente, todos los cambios en el ecosistema mencionados sucedieron alrededor de 1992 y 1996.

El aumento de la productividad a inicios de la década de los 90 (Gutiérrez *et al.*, 2016) parece ser uno de los factores más influyentes en los cambios de la biodiversidad observados, similar a lo discutido por Alegre *et al.* (2015). Además de la hipótesis propuesta por Wright (1983), Gillman *et al.* (2015) afirman que ambientes con una alta productividad es capaz de soportar un mayor número de especies con una población mínima viable, mientras que Allesina y Levine (2011) afirma que un mayor número de factores limitantes (recursos) permite un incremento en el número de especies coexistiendo, lo

que puede conllevar a una mayor riqueza de especies, aplicando estas afirmaciones al ecosistema bajo estudio altamente productivo los últimos años. Estas afirmaciones mencionadas pueden ser interpretadas como un refuerzo para la hipótesis de productividad explicadas en capítulos anteriores. Durante la década de los 80, al tener un ecosistema poco productivo, los dinoflagelados gobernaban la comunidad fitoplanctónica, mientras que para el periodo con mayor productividad el fitoplancton grande (e.g. diatomeas) fue el dominante (Sanchez, 2000; Falkowski y Oliver, 2007; Rykaczewski y Checkley, 2008). Este fitoplancton grande es beneficioso para el crecimiento del zooplancton grande como los Eufáusidos (Walker y Peterson, 1991), principal presa de los peces pelágicos (Alegre *et al.*, 2015), siendo el aumento de este taxón el posible enlace entre la productividad primaria y el mayor número de taxones (principalmente peces) visto, ya que es gran fuente de energía para la mayoría de estas y esto puede favorecer a que un mayor número de poblaciones coexistan (Clarke y Gaston, 2006).

Otro de los posibles factores influyendo la diversidad de taxones es el grado de interacción que hay entre ellos. Dentro de los forzantes ambientales más importantes que median estas interacciones inter-específicas se encuentra la concentración de oxígeno y la profundidad de la oxiclina, las cuales son cruciales en regular la estructura del ecosistema pelágico (Bertrand *et al.*, 2011) y pueden formar estructuras de pequeña escala donde las especies se encuentran mas agregadas (Bertrand *et al.*, 2014). Se ha observado que para el periodo de alta productividad se tenía un bajo nivel de oxígeno, una oxiclina más somera y las diferentes especies estaban agrupadas en la capa superficial (Alegre *et al.*, 2015), por lo que había una mayor probabilidad de interacción presa-predador (Bertrand *et al.*, 2011). Por el contrario, durante el periodo de baja productividad el comportamiento inverso sucedía, teniendo una mayor concentración de oxígeno y una oxiclina mas profunda (Bertrand *et al.*, 2011; Alegre *et al.*, 2015), por lo que las interacciones entre taxones podrían haber sido menos probables. La manera en que las interacciones entre especies promueven diversidad ha sido discutido por muchos autores desde la década de 1960 (Paine, 1966), donde se afirma que la competencia y predación pueden promover y mantener diversidad (Chesson y Kuang, 2008; Terborgh,

2015), productividad y estabilidad temporal en el ecosistema (Isbell *et al.*, 2009), todo esto mediante la modulación en la predominancia de especies generalistas y así permitiendo más poblaciones coexistir.

Ya se ha discutido sobre los cambios en la abundancia de diferentes taxones a lo largo del periodo de estudio (e.g. Anchoveta, Sardina, Jurel, Caballa, Salpas), y esta alternancia puede ser otro de los factores claves sobre las variaciones en la diversidad observados. Los cambios en las diferentes variables ambientales a partir del inicio de la década del 90 (menor temperatura, mayor productividad primaria, menor oxígeno) (Gutiérrez *et al.*, 2016) es probablemente el desencadenante de los cambios tanto en la riqueza como en la composición de taxones del ecosistema pelágico vistos en este estudio (Francis y Currie, 2003), influenciando también en la manera como dos especies interactúan ya discutido anteriormente (Kneitel y Chase, 2004; Poisot *et al.*, 2015). Estos cambios en el ambiente afectan de distinta manera a las poblaciones, las cuales responden positiva o negativamente, pudiendo ser esta diferencia en las respuestas promotora de coexistencia entre ellas (Clark, 2010). Ya se ha investigado que variaciones temporales en las condiciones ambientales y la abundancia de especies permiten a estas coexistir (Shimadzu *et al.*, 2013), ya que si bien es cierto que en los últimos años muchos taxones han disminuido en su abundancia y otras aumentado, aún se registran presencia de todas estas, por lo que las fluctuaciones en sus poblaciones en el tiempo pueden ser mecanismos para que coexistan en un mismo ecosistema (Shimadzu *et al.*, 2013).

Estos cambios en la diversidad y abundancia de algunos taxones también pueden tener consecuencias sobre la estabilidad del ecosistema. Ecosistemas con un mayor número de especies tienen una mayor estabilidad dado que estas actúan como 'buffer' frente a posibles disturbios del ambiente (Yachi y Loreau, 1999) y a su vez hacen la productividad (del ecosistema) más estable (Isbell *et al.*, 2009). Otro factor que favorece la estabilidad ecosistémica es la asincronía en la abundancia de algunas especies (Shimadzu *et al.*, 2013). Todos estos factores parecen estar actuando para el segundo periodo encontrado dado que se ha visto cierta estabilidad en la riqueza de taxones y en la biomasa de la especie más productiva, la Anchoveta (Díaz *pers. comm.*). La diferencia en el nicho



ecológico de las especies que constituyen el ecosistema también es importante en mantener una diversidad estable en el tiempo, dado que sin esta diferencia los taxones más comunes dominarían en un mayor grado (Levine y HilleRisLambers, 2009) y provocaría una disminución en la diversidad.

Las fluctuaciones en las condiciones ambientales y poblaciones de especies pelágicas mencionadas llevó a postular cambios de régimen en el ecosistema de la Corriente de Humboldt (Alheit y Niquen, 2004; Chavez *et al.*, 2003). Estos cambios, como ya se discutió, también han sido detectados en el presente estudio para los atributos comunitarios riqueza y composición de taxones. Se ha visto que durante el primer periodo hubo alta presencia de taxones de gran tamaño y de hábitat oceánico (predadores), mientras que para el segundo periodo los taxones dominantes fueron pequeños y medianos pelágicos (Ver Figura 13). La menor presencia de predadores pudo haber propiciado de alguna manera el cambio en la composición de taxones, ya que muchos ecosistemas son vulnerables a cambios de régimen en mayor ausencia de predadores (Terborgh, 2015).

Otro aspecto a considerar en los resultados obtenidos es el nivel trófico que ocupa cada taxón reportado. Fréon *et al.* (2009) analizaron esto en los cuatro sistemas de afloramiento (incluyendo Humboldt) a nivel mundial y postula que niveles tróficos altos y bajos poseen una mayor diversidad, mientras que niveles tróficos intermedios son menos diversos. A su vez, los niveles tróficos con mayor riqueza poseen menos biomasa, mientras que niveles tróficos con baja riqueza posee mayor biomasa. Petraitis *et al.* (1989) también postulan que niveles tróficos altos (predadores) promueven una mayor diversidad. Sin embargo, parece que estas afirmaciones no están acorde con lo observado a lo largo del periodo de estudio, ya que como se postula en este trabajo el primer periodo tuvo una baja riqueza con mayor presencia de predadores (peces oceánicos), mientras que el segundo periodo estuvo dominado por especies de nivel trófico intermedio (e.g. Anchoveta), sin embargo es cuando mayor riqueza se registra. Análisis mas detallados son necesarios realizarse para llegar a una conclusión firme sobre esta hipótesis.

Un notorio aumento en el número de taxones fue observado durante 1997-1998, años que fueron catalogados como El Niño Costero de magnitud extraordinario según el Estu-

dio Nacional del Fenómeno de El Niño (ENFEN) (Ver Tabla 11). Al volverse dominantes las masas de agua oceánicas y tropicales en el ambiente bajo estudio, especies foráneas asociadas a aguas cálidas aumentaron la diversidad. Hay que tener en cuenta que este fenómeno es a escala interanual, por lo que se asume que el tiempo de duración no causa efectos de especiación a largo plazo. A su vez, El Niño 1997-1998 no causó cambios determinantes en la composición de taxones a largo plazo, ya que se puede apreciar una similaridad en la composición para los años 1996 y 1999 (Figura 13) (Weithoff *et al.*, 2001). Como se puede observar en la Tabla 11, a partir de 1994 al 2014 se han registrado once eventos El Niño, muchos de ellos de magnitud débil. Por otro lado, desde 1983 a 1993 solo tres de estos eventos han sido observados, por lo que se puede apreciar un aumento en la frecuencia de disturbios para el segundo régimen identificado, lo que podría tener cierto efecto sobre el comportamiento de la diversidad. Por otro lado, con excepción de El Niño 1997-1998, parece que eventos anómalos no causan cambios considerables en la diversidad de taxones de la comunidad.

La hipótesis del disturbio intermedio (HDI) (Connell, 1978) afirma que a niveles medios de disturbio la máxima diversidad es alcanzada. Petraitis *et al.* (1989) aseguran que disturbios más frecuentes pero de intensidad leve pueden llevar a la máxima diversidad. Este comportamiento se da ya que si el disturbio es leve o raro, pocas especies competitivamente superiores dominarán el ambiente, en cambio si el disturbio es fuerte o común, pocas especies resistentes al disturbio dominarán el ambiente. Hay que tener en cuenta que la HDI no es un simple mecanismo de coexistencia, si no una familia de procesos interactuantes (Roxburgh *et al.*, 2004). Lo observado en el ecosistema de la Corriente de Humboldt puede ser un buen ejemplo para esta afirmación, ya que en el segundo régimen se observan eventos El Niño de magnitud débil más frecuentes en comparación con el primer régimen, lo que también podría ser un factor que genere la mayor riqueza obtenida durante este periodo (Petraitis *et al.*, 1989). Esta hipótesis es reforzada al tratarse de un sistema altamente productivo para el segundo periodo, donde frecuentes disturbios pueden ser requeridos para mantener un mayor número de especies (Huston, 1979). Es posible no obtener los mismos resultados si la medida de

diversidad hubiera sido diferente, ya que las relaciones entre estas y el disturbio pueden diferir (Zhang *et al.*, 2014), por lo que es recomendable explorar otros índices de diversidad y analizar su comportamiento.

### **3 ANÁLISIS ESPACIAL**

El efecto espacial sobre los cambios temporales de la diversidad epipelágica observados es de gran importancia, ya que la interacción entre especies depende de su separación espacial y muchas de ellas también pueden coexistir en el mismo tiempo pero en diferente espacio (Shimadzu *et al.*, 2013). A su vez, condiciones locales también afectan los factores que pueden promover diversidad (Huston, 1993; Zhang *et al.*, 2014), los cuales no se pueden analizar de correcta manera a una escala temporal.

Se observó una mayor diversidad en la zona norte del Perú, donde las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) y Aguas Tropicales Superficiales (ATS) son las dominantes (Zuta y Guillen, 1970). La riqueza disminuye ligeramente conforme se aleja del ecuador, siguiendo el gradiente latitudinal ya investigado muchos años atrás (Humboldt y Bonpland, 1807; Wallace, 1853; Bates, 1862) y explicado en capítulos anteriores. El mismo gradiente fue encontrado para la zona sur del Ecosistema de la Corriente de Humboldt (Chile), donde un decremento en la diversidad de peces costeros fue observado conforme se aproximaba a altas latitudes (Navarrete *et al.*, 2014). Sin embargo, este gradiente no es tan obvio para el hemisferio sur en general (Ormond *et al.*, 1997), y puede que no necesariamente tenga su máximo valor en el ecuador (Chaudhary *et al.*, 2016), los cuales pueden ser los motivos que la tendencia latitudinal encontrar en este trabajo no sea tan marcada como los vistos en otras comunidades.

La temperatura puede ser una de las principales causas de este gradiente latitudinal (Roy *et al.*, 1998), ya que cerca al ecuador las temperaturas son mayores que en altas latitudes. (Brown, 2014) añade la productividad como otro posible factor influenciando esta tendencia, advirtiéndole que por sí sola no es una explicación para estos gradientes latitudinales de diversidad. Sin embargo, para este estudio la productividad no parece ser un factor que explique lo observado, ya que los niveles más altos de productividad se

encuentran en latitudes medias (Zuta y Guillen, 1970). Por otro lado, el nicho ecológico en las especies del trópico es mas especializado (Brown, 2014), el cual también puede promover una mayor diversidad en estas zonas (Levine y HilleRisLambers, 2009). En general, una serie de posibles variables pueden influenciar la mayor diversidad de especies en latitudes menores, tal como factores genéticos, geológicos, evolutivos, entre otros (Brown, 2014) y ya explicados en capítulos anteriores. Una clara separación de taxones que habitan zonas tropicales con las asociadas a aguas frías se logra observar (Ver Figura 16), viéndose que algunos taxones tropicales son exclusivos de este entorno y otras expanden su distribución durante eventos cálidos (e.g. El Niño) (Chirichigno, 1998).

El gradiente encontrado con respecto a distancia a costa es acorde con lo esperado, sin embargo poca bibliografía existe para poder realizar algún tipo de comparación. Los taxones que conforman esta mayor diversidad cerca a la costa son todas de hábitos estrictamente costeros, mientras que solo pocos taxones oceánicos fueron identificadas. También se observó, a partir del análisis cluster, que las primeras quince millas náuticas tienen un alto grado de similaridad, lo cual podría ser debido al mayor grado de conectividad física y homogeneidad del ambiente que hay cerca de costa (Carr y Kearns, 2003). Acerca del efecto del talud continental sobre la diversidad pelágica no existen muchas referencias. En general, se ha encontrado que sobre el talud la mayor riqueza de especies es alcanzada, principalmente al trabajar con organismos bentónicos (Agnes *et al.*, 2011). Para este estudio también se reportó la mayor riqueza sobre el talud, con una ligera tendencia a ser mayor en la zona nerítica al del ambiente oceánico. Este gradiente posiblemente es debido a que la principal presa de especies pelágicas (Eufáusidos) se encuentra distribuido sobre el talud continental en mayor abundancia (Ayón *et al.*, 2011). Otro de los posibles factores es que sobre el talud existe una mayor dinámica oceanográfica, confluyendo diferentes masas de agua (Zuta y Guillen, 1970) y así más especies coexisten (Hidalgo *et al.*, 2015; Johnson *et al.*, 2011). Por otro lado, la diferencia encontrada entre la composición de taxones entre la zona nerítica y la oceánica refleja claramente las adaptaciones de los taxones a sus respectivos hábitas, siendo unos de

comportamiento exclusivamente costero con una posible mayor interacción entre ellas, mientras las oceánicas con un hábitat más amplio, menor grado de interacción y posibles migraciones verticales en muchas de ellas, por lo que el talud continental podría actuar como una barrera física real (Alegre *et al.*, 2015). La amplia distribución que muestran algunos recursos (e.g. Anchoveta), tanto dentro como fuera de la plataforma, puede ser debido a los cambios en la distribución espacial que muestran a diferentes escalas temporales (Gutiérrez *et al.*, 2007), observándose bajo determinados escenarios ambientales sobre el talud y en otras ocasiones con un hábitat más oceánico.

Respecto al análisis de taxones indicadores, la mayoría de taxones que se detectaron fueron de ambientes mayormente neríticos y solo algunos indicadores de ambientes oceánicos, esto posiblemente es que el hábitat oceánico fue el menos muestreado en términos de área cubierta.

La distribución espacial de la riqueza de taxones (Figura 24) va acorde con los gradientes encontrados en función a latitud y distancia a costa. Los mayores valores fueron estimados al norte del 7°S y cercanos a la costa, donde dominan las masas de agua tropicales de alta temperatura, baja salinidad (Zuta y Guillen, 1970) y una mayor estabilidad ambiental existe, lo que puede ser causa del bajo coeficiente de variación en la riqueza estimada en esta zona y en zonas costeras en general. Parece ser que el principal factor que influye la distribución espacial de la riqueza es la temperatura y la estabilidad ambiental, contrario a lo encontrado a escala temporal donde parece ser la productividad una de las principales causas. Ya se ha discutido que la productividad por si sola no genera los mayores niveles de riqueza (Stevens, 1996), siendo la temperatura otro posible factor que actúe en conjunto para promover un mayor número de taxones (Smith y Brown, 2002). El mismo patrón ha sido observado para los diferentes periodos analizados, con excepción del periodo que abarca El Niño 1997-1998. Dado que durante este periodo las aguas cálidas ampliaron su distribución volviendo el sistema más heterogéneo, un mayor número de especies fueron capaces de coexistir en el mismo espacio (Kneitel y Chase, 2004). Referenciando la hipótesis de riqueza-área geográfica, se podría esperar que en la zona donde la plataforma continental es más extensa es

ahí donde podría haber más taxones. Sin embargo, en las zonas de mayor riqueza de taxones la plataforma continental ha sido estrecha.

#### 4 ASOCIACIONES DE TAXONES

Dentro del ambiente pelágico las especies tienden a formar agregaciones espaciales donde una mayor interacción existe entre ellas (Bertrand *et al.*, 2014). Cuando se realiza un lance de muestreo es probable que tome las especies que más grado de interacción poseen, por lo que se realizó este análisis de asociaciones de taxones para encontrar cuales son los que normalmente interactúan en un mismo espacio (desde estructuras de pequeña - 100m a 1km - a mesoescala - 10s km).

El primer grupo detectado va acorde con las interacciones ya estudiadas entre Anchoveta-Múnida, principalmente a partir del inicio de la década de 1990 donde la Múnida hace su ingreso al ecosistema (Gutiérrez *et al.*, 2008). Por otro lado, la interacción entre Anchoveta-Camotillo también fue visto por los investigadores del IMARPE, principalmente en la zona sur del mar peruano (Chipollini *pers comm.*). Es importante resaltar que, dado que existen muchas especies de Camotillo en el mar peruano, la especie de Camotillo a la cual nos referimos aquí vendría a ser *Normanichtys crockeri* (Quiroz *et al.*, 1996).

Existen tres grupos con comportamiento costero-demersal. Los taxones con  $SW > 0.5$  del grupo tres tienen la característica de ser taxones que se distribuyen a lo largo de todo el litoral peruano muy cerca a la costa, principalmente en el ambiente nerítico. Por otro lado, el grupo seis muestra a taxones con un comportamiento principalmente demersal y con preferencia a la zona norte del Perú. El grupo ocho es de taxones de un hábitat costero del norte del Perú, pero muchos de ellos con preferencia pelágico-nerítica también. En general, estos tres grupos conforman a los taxones encontrados cerca a la costa, expuestos a una dinámica oceanográfica diferente a la que se lleva a cabo en el ambiente pelágico *per se* y es posible que tengan mecanismos interacción diferentes con otros taxones pelágicos ya discutidas (e.g. Anchoveta, Jurel, Caballa, Sardina, Múnida). Sin embargo, durante eventos cálidos como el fenómeno El Niño,

especies como la Anchoveta se acercan a la costa (Bertrand *et al.*, 2008) y el grado de interacción entre algunas especies puede aumentar.

El grupo cuatro tiene un alto grado de asociación de taxones dominantes en el primer periodo identificado. Con excepción de la Sardina redonda y el Bonito, las otras tres especies eran el objetivo de la pesquería pelágica en la década de 1980, tiempo en que era muy frecuente capturarlas en un solo lance de pesca (Ñiquen *et al.*, 2013). A su vez, estas especies tienen la característica de tener parámetros de historia de vida y dietas similares, por lo que pudo haber existido un alto grado de interacción entre ellas, siendo en su mayoría de cooperación y competencia al tener cardúmenes combinados (Ehrlich y Ehrlich, 1973). Por otro lado, si bien la Anchoveta no era abundante en el primer periodo, los individuos existentes parecen haber tenido un alto grado de interacción con las especies de este grupo dado que también tuvieron presencia en la pesquería pelágica de esa época (Swartzman *et al.*, 2008). Un análisis más detallado debe realizarse respecto a las agregaciones de estas especies de importancia comercial, probablemente incluyendo datos de pesquería.

El segundo grupo viene representado principalmente por los Errantes y el Calamar patagónico, ambos con preferencias de habitar, además de la zona pelágica, cerca al fondo. También se encuentran taxones estrictamente epipelágicos como Argonauta, Pez medusa y Cnidaria, sin embargo con una baja afinidad.

El quinto grupo se encuentra conformado por taxones del ambiente pelágico cuyo rango de distribución principal se encuentra fuera de la plataforma continental, donde la mayoría de estos tienen la característica de realizar migraciones verticales, ascendiendo de aguas profundas al ambiente epipelágico durante la noche (Cornejo y Koppelman, 2006; Ibáñez *et al.*, 2015). Se ha investigado algunas relaciones tróficas entre estos taxones (Alegre, 2011), donde al parecer las principales interacciones se dan entre taxones de este grupo y en menor grado con las taxones epipelágicos. Los comentarios realizados anteriormente sobre factores que pueden regular grados de interacción y factores que pueden promover diversidad pueden no tener el mismo efecto sobre estos taxones ya que pasan la mitad de su vida en un ambiente con una dinámica distinta, por lo que un estudio más

detallado sobre especies de este ambiente debe ser realizada.

Por último, el grupo con más taxones es el siete, sin embargo, todas tienen un  $SW < 0.5$ , por lo que su grado de asociación es débil. Muchos de estos taxones estuvieron presentes con mayor frecuencia durante el primer periodo detectado, siendo taxones de comportamiento oceánico y/o transzonal. Por otro lado, otro buen número de estos taxones son costeros sin distinción entre el hábitat costero y/o demersal. Es posible que la pobre distinción de estos taxones se haya dado por su baja presencia (en general) durante todo el periodo de estudio. Otro posible factor es la capacidad de evadir la red de muestreo de las especies oceánicas, ya que cuenta con una gran capacidad para desplazarse (Sfakiotakis *et al.*, 1999) y en algunos casos pueden llegar a ser más veloces que la velocidad estándar del barco durante el muestreo.

Las asociaciones de taxones encontrados podrán ayudar a comprender mejor las interacciones entre especies y ser una base para un mejor manejo pesquero (e.g. especies con mayor probabilidad de ser encontrada en la captura incidental).



## Capítulo VIII

# CONCLUSIONES

- Se registraron 135 taxones en los CERP desde 1983 al 2014, comprendidos en 6 *Phyla*, dentro de los cuales 72 tuvieron la categoría taxonómica de Especie.
- Se identifican dos puntos de quiebre en la serie temporal de riqueza de taxones: 1992 y 1996, donde el ecosistema bajo estudio pasó de tener una baja a una alta diversidad gamma.
- La máxima riqueza de taxones se registró durante El Niño 1997-1998.
- Se evidenció un cambio en la composición de taxones entre 1983 a ~1992 y ~1996 a 2014.
- Se demuestra una mayor riqueza de taxones en latitudes cercanas al ecuador, la cual disminuye progresivamente conforme aumenta la latitud.
- Se evidenció un cambio gradual en la composición de taxones desde latitudes menores a latitudes mayores.
- Se identificó una especie indicadora (*Torpedo tremens*) de latitudes cercanas al ecuador (3-5°S) y una especie indicadora (*Menticirrhus ophicephalus*) de latitudes mayores (6-18°S)
- Se demuestra una disminución gradual de la riqueza de taxones conforme aumenta la distancia a costa.
- Se evidenció un cambio gradual en la composición de taxones del ambiente cerca de costa a uno más alejado de esta.

- Se detectaron 7 y 5 taxones indicadores del ambiente entre 0 a 15 mn y 0 a 50 mn de distancia a costa, respectivamente.
- Se demuestra una ligera mayor riqueza en la zona nerítica en comparación a la oceánica, alcanzando su máximo sobre el talud continental.
- Se evidenció una marcada diferencia en la composición de taxones entre la zona nerítica y la oceánica.
- Se identificaron 12 taxones indicadores del ambiente nerítico y 2 del ambiente oceánico.
- Una mayor riqueza de taxones fue observada en la zona norte del Perú y cerca de la costa, patrón que se ha ido observado a lo largo del tiempo.
- Se identificaron 8 asociaciones de taxones, altamente influenciados por su hábitat.

## Capítulo IX

# RECOMENDACIONES

- Complementar los análisis con información procedente de la pesquería peruana.
- Seguir considerando un enfoque ecosistémico al momento de realizar un CERP.
- Complementar los análisis diferenciando grupos taxonómicos, yendo desde fitoplancton hasta predadores superiores.
- Diferenciar los cambios en la biodiversidad por áreas geográficas de similares características.
- Utilizar información oceanográfica para analizar las diferentes hipótesis propuestas que podrían explicar los cambios en la diversidad encontrada.
- Separar los análisis para los diferentes periodos encontrados, a su vez considerando diferentes escalas temporales no tomadas en cuenta en este estudio (e.g. estacional).

## Capítulo X

# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abramsky, Z. y Rosenzweig, M. L. Tilman predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature*. 1984. vol. 309, nº 5964, p. 150–151.

Agnes, Muthumbi W N, Vanreusel, Ann y Vincx, Magda. Taxon-related diversity patterns from the continental shelf to the slope : a case study on nematodes from the Western Indian Ocean. *Marine ecology*. 2011. vol. 32, p. 453–467. doi:10.1111/j.1439-0485.2011.00449.x.

Alegre, Ana. *Relaciones ontogenicas y espacio-temporales en la dieta del calamar gigante Dosidicus gigas en Perú, utilizando un modelo aditivo generalizado*. Proyecto Fin de Carrera, Escuela de Postgrado Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima-Perú. 2011. Maestría en Estadística Aplicada.

Alegre, Ana, Bertrand, Arnaud, Espino, Marco, Espinoza, Pepe, Dioses, Teobaldo, Ñiquen, Miguel, Navarro, Iván, Simier, Monique y Ménard, Frédéric. Diet diversity of jack and chub mackerels and ecosystem changes in the northern Humboldt Current system: A long-term study. *Progress in Oceanography*. 2015. doi:10.1016/j.pocean.2015.07.010.

Alheit, Jürgen y Niquen, Miguel. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Progress in Oceanography*. 2004. vol. 60, nº 2-4, p. 201–222. doi:10.1016/j.pocean.2004.02.006.

Allesina, Stefano y Levine, Jonathan M. A competitive network theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011. vol. 108, nº 14, p. 5638–5642. doi:10.1073/pnas.1014428108.

- Angel, Martin V. Biodiversity of the Pelagic Ocean. *Conservation Biology*. 1993. vol. 7, n° 4, p. 760–772.
- Ayón, Patricia y Correa, Jonathan. Variabilidad espacial y temporal de larvas de jurel *Trachurus murphyi* en el Perú entre 1966 - 2010. *Revista Peruana de Biología*. 2013. vol. 20, n° 1, p. 83–86.
- Ayón, Patricia, Criales-Hernandez, Maria I., Schwamborn, Ralf y Hirche, H. J. Zooplankton research off Peru: A review. *Progress in Oceanography*. 2008. vol. 79, n° 2-4, p. 238–255. doi:10.1016/j.pocean.2008.10.020.
- Ayón, Patricia, Swartzman, Gordon, Espinoza, Pepe y Bertrand, Arnaud. Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: Conditions favouring sardine or anchovy. *Marine Ecology Progress Series*. 2011. vol. 422, p. 211–222. doi:10.3354/meps08918.
- Bai, J. Least squares estimation of a shift in linear processes. *Journal of Time Series Analysis*. 1994. vol. 15, n° 5, p. 453–472.
- Bai, Jushan y Perron, Pierre. Computation and analysis of multiple structural change models. *Journal of Applied Econometrics*. 2003. vol. 18, n° 1, p. 1–22. doi:10.1002/jae.659.
- Bates, H W. Contributions to an insect fauna of the amazon valley. *Transactions of the Linnean Society*. 1862. vol. 23, p. 495–566.
- Beaugrand, Grégory, Reid, Philip C, Ibañez, Frédéric, Lindley, J Alistair y Edwards, Martin. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*. 2002. vol. 296, n° 5573, p. 1692–1694. doi:10.1126/science.1071329.
- Beaugrand, Gregory, Reid, Philip C, Ibañez, Frederic y Planque, Benjamin. Biodiversity of North Atlantic and North Sea calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series*. 2000. vol. 204, n° 2, p. 299–303. doi:10.3354/meps204299.

- Bertrand, Arnaud, Chaigneau, Alexis, Peraltilla, Salvador, Ledesma, Jesus, Graco, Michelle, Monetti, Florian y Chavez, Francisco P. Oxygen: A fundamental property regulating pelagic ecosystem structure in the coastal southeastern tropical pacific. *PLoS ONE*. 2011. vol. 6, n<sup>o</sup> 12. doi:10.1371/journal.pone.0029558.
- Bertrand, Arnaud, Grados, Daniel, Colas, Fran Ccedil Ois, Bertrand, Sophie, Capet, Xavier, Chaigneau, Alexis, Vargas, Gary, Mousseigne, Alexandre y Fablet, Ronan. Broad impacts of fine-scale dynamics on seascape structure from zooplankton to seabirds. *Nature Communications*. 2014. vol. 5, n<sup>o</sup> May, p. 1–9. doi:10.1038/ncomms6239.
- Bertrand, Arnaud, Segura, Marceliano, Gutiérrez, Mariana y Vásquez, Luis. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: A habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish and Fisheries*. 2004. vol. 5, n<sup>o</sup> 4, p. 296–316. doi:10.1111/j.1467-2679.2004.00165.x.
- Bertrand, Sophie, Dewitte, Boris, Tam, Jorge, Díaz, Erich y Bertrand, Arnaud. Impacts of Kelvin wave forcing in the Peru Humboldt Current system : Scenarios of spatial reorganizations from physics to fishers. *Progress in Oceanography*. 2008. vol. 79, n<sup>o</sup> 2-4, p. 278–289. doi:10.1016/j.pocean.2008.10.017.
- Bonecker, Claudia Costa, Simões, Nadson Ressayé, Minte-Vera, Carolina Viviane, Lansac-Tôha, Fabio Amodeo, Velho, Luiz Felipe Machado y Agostinho, Ângelo Antônio. Temporal changes in zooplankton species diversity in response to environmental changes in an alluvial valley. *Limnologia*. 2013. vol. 43, n<sup>o</sup> 2, p. 114–121. doi:10.1016/j.limno.2012.07.007.
- Borcard, Daniel, Gillet, Francois y Legendre, Pierre. *Numerical Ecology with R* (Springer New York, 2011). ISBN 978-1-4419-7976-6.
- Bouchon, Marilú, Cahuin, Sandra y Niquen, Miguel. Fluctuaciones de la ictiofauna pelágica en la región norte-centro del litoral peruano de 1994 al 1998. En Juan Tarazona, W E Arntz y E Castillo de Maruenda, eds., *El Niño en América Latina: Impactos*

- Biológicos y Sociales*, p. 73–79 (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Lima, 2001).
- Bowman, Michelle F y Bailey, Robert C. Does taxonomic resolution affect the multivariate description of the structure of freshwater benthic macroinvertebrate communities? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1997. vol. 54, n° 8, p. 1802–1807. doi:10.1139/f97-085.
- Brown, James y Lomolino, Mark. *Biogeography* (Sinauer Associates, Inc., Massachusetts, 1998), 2ª edición.
- Brown, James H. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*. 2014. vol. 41, n° 1, p. 8–22. doi:10.1111/jbi.12228.
- Buckland, S. T., Magurran, A. E., Green, R. E. y Fewster, R. M. Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2005. vol. 360, p. 243–254. doi:10.1098/rstb.2004.1589.
- Carr, Mary-elena y Kearns, Edward J. Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. *Deep Sea Research II*. 2003. vol. 50, p. 3199–3221. doi:10.1016/j.dsr2.2003.07.015.
- Castillo, Pedro Ramiro, Madureira, Lauro, Marangoni, Juliano, Gerlotto, François y Guevara-carrasco, Renato. Variability in Distribution and Aggregation Behavior of the Peruvian Anchovy ( *Engraulis ringens* ) analyzed using a Fifteen Year Long Series of Acoustic Surveys ( 2000-2014 ). *RIO Acoustics 2015*. 2015. vol. 1, n° 1.
- Castillo, Ramiro, Peraltila, Salvador, Aliaga, Anibal, Flores, Miguel, Ballón, Michael, Calderón, Jairo y Gutiérrez, Mariano. Protocolo técnico para la evaluación acústica de las áreas de distribución y abundancia de recursos pelágicos en el mar peruano Versión 2009. *Boletín Instituto del Mar del Perú*. 2009. vol. 36, n° 1-2, p. 7–28.
- Chaudhary, Chhaya, Saeedi, Hanieh y Costello, Mark J. Bimodality of Latitudinal Gradi-

- ents in Marine Species Richness. *Trends in Ecology & Evolution*. 2016. vol. 31, n<sup>o</sup> 9, p. 670–676. doi:10.1016/j.tree.2016.06.001.
- Chavez, Francisco P., Bertrand, Arnaud, Guevara-Carrasco, Renato, Soler, Pierre y Csirke, Jorge. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*. 2008. vol. 79, n<sup>o</sup> 2-4, p. 95–105. doi:10.1016/j.pocean.2008.10.012.
- Chavez, Francisco P, Ryan, John, Lluch-Cota, Salvador E y Niquen C, Miguel. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science (New York, N.Y.)*. 2003. vol. 299, n<sup>o</sup> 5604, p. 217–221. doi:10.1126/science.1075880.
- Checkley Jr, David, Alheit, Jurgen, Oozeki, Yoshioki y Roy, Claude. *Climate Change and Small Pelagic Fish* (Cambridge University Press, New York, 2009), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>.
- Chernick, M R. *Bootstrap methods: A guide for practitioners and researchers* (Wiley-Interscience, 2007), 2<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 9780471756217.
- Chesson, Peter y Kuang, Jessica J. The interaction between predation and competition. *Nature*. 2008. vol. 456, n<sup>o</sup> 7219, p. 235–238. doi:10.1038/nature07248.
- Chirichigno, Norma F. *Clave para identificar los peces marinos del Perú*, vol. 3 de 3 (Instituto del Mar del Perú, Callao, Perú, 1998), 2<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>.
- Claeskens, G. y Hjort, N. L. *Model selection and model averaging*. Cambridge series in statistical and probabilistic mathematics (Cambridge University Press, 2008), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 0521852250,9780521852258,9780511424106.
- Clark, James S. Individuals and the Variation Needed for High Species Diversity in Forest Trees. *Science*. 2010. vol. 327, n<sup>o</sup> February, p. 1129–1132. doi:10.1126/science.1183506.
- Clarke, Andrew y Gaston, Kevin J. Climate, energy and diversity. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*. 2006. vol. 273, n<sup>o</sup> 1599, p. 2257–2266. doi:10.1098/rspb.2006.3545.



- Clua, Eric, Buray, Nicolas, Legendre, Pierre, Mourier, Johann y Planes, Serge. Behavioural response of sicklefin lemon sharks *negaprion acutidens* to underwater feeding for ecotourism purposes. *Marine Ecology Progress Series*. 2010. vol. 414, p. 257–266. doi:10.3354/meps08746.
- Collie, Jeremy S., Wood, Anthony D. y Jeffries, H. Perry. Long-term shifts in the species composition of a coastal fish community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2008. vol. 65, nº 7, p. 1352–1365. doi:10.1139/F08-048.
- Colwell, Robert K. y Coddington, Jonathan A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 1994. vol. 345, nº 1311, p. 101–118.
- Connell, Joseph H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. 1978. vol. 199, nº 46, p. 1302–1310. doi:10.1126/science.199.4335.1302.
- Cornejo, Rodolfo y Koppelman, Rolf. Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* Garman 1899 (Phosichthyidae: Pisces) in the Humboldt Current Region off Peru. *Marine Biology*. 2006. vol. 149, nº 6, p. 1519–1537. doi:10.1007/s00227-006-0319-z.
- Cox, C Barry, Moore, Peter D y Ladle, Richard J. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach* (John Wiley & Sons, Ltd, Chichester UK, 2016), 9<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 9781118968574.
- Currie, David J. Energy and Large-Scale Patterns of Animal-and Plant-Species Richness. *The American Naturalist*. 1991. vol. 137, nº 1, p. 27–49. doi:10.1086/285144.
- De Cáceres, Miquel, Legendre, Pierre y Moretti, Marco. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*. 2010. vol. 119, nº 10, p. 1674–1684. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x.
- De Cáceres, Miquel, Legendre, Pierre, Wiser, Susan K. y Brotons, Lluís. Using species

- combinations in indicator value analyses. *Methods in Ecology and Evolution*. 2012. vol. 3, n° 6, p. 973–982. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00246.x.
- DeLong, Don C. Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin*. 1996. vol. 24, n° 4, p. 738–749.
- Dornelas, M., Magurran, a. E., Buckland, S. T., Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., Curtis, T., Gaston, K. J., Gotelli, N. J., Kosnik, M. a., McGill, B., McCune, J. L., Morlon, H., Mumby, P. J., Ovrees, L., Studeny, A. y Vellend, M. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. p. 1–10. doi:10.1098/rspb.2012.1931.
- Dufrene, Marc y Legendre, Pierre. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach . Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach . *Ecological Monographs*. 1997. vol. 67, n° 3, p. 1–17345–366. doi:10.2307/2963459.
- Ehrlich, PR y Ehrlich, AH. Coevolution: heterospecific shoaling in Caribbean reef fishes. *The American Naturalist*. 1973. vol. 1, n° 107, p. 157–160.
- Eissn, Issn, Louw, G G, Fréon, P, Huse, G y Coetzee, J C. Pelagic fish species assemblages in the southern Benguela. *African Journal of Marine Science*. 2014. vol. 36, n° 1, p. 69–84.
- Espino, Marco. El jurel *Trachurus murphyi* y las variables ambientales de macroescala. *Revista Peruana de Biología*. 2013. vol. 20, n° 1, p. 9–20.
- Espino, Marco y Yamashiro, Carmen. La variabilidad climática y las pesquerías en el Pacífico suroriental. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 2012. vol. 40, n° 3, p. 705–721.
- Falkowski, Paul G y Oliver, Matthew J. Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature reviews*. 2007. vol. 5, p. 813–819.

- Fiedler, Paul. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*. 2002. vol. 244, p. 265–283.
- Francis, Anthony P. y Currie, David J. A globally consistent richness climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*. 2003. vol. 161, n<sup>o</sup> 4, p. 523–536. doi: 10.1086/368223.
- Fréon, Pierre, Arístegui, Javier, Bertrand, Arnaud, Crawford, Robert J.M., Field, John C., Gibbons, Mark J., Tam, Jorge, Hutchings, Larry, Masski, Hicham, Mullon, Christian, Ramdani, Mohamed, Seret, Bernard y Simier, Monique. Functional group biodiversity in Eastern Boundary Upwelling Ecosystems questions the wasp-waist trophic structure. *Progress in Oceanography*. 2009. vol. 83, n<sup>o</sup> 1-4, p. 97–106. doi:10.1016/j.pocean.2009.07.034.
- Gaston, Kevin J. Global patterns in biodiversity. *Nature*. 2000. vol. 405, p. 220–227.
- Gaston, Kevin J, Blackburn, Tim M y Spicer, John I. Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology & Evolution*. 1998. vol. 13, n<sup>o</sup> 2, p. 70–74.
- Gaston, Kevin J. y Spicer, John I. *Biodiversity: an introduction* (Blackwell Publishing, 2004), 2<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 1-4051-1857-1.
- Gillman, Len N., Wright, Shane D., Cusens, Jarrod, McBride, Paul D., Malhi, Yadvinder y Whittaker, Robert J. Latitude, productivity and species richness. *Global Ecology and Biogeography*. 2015. vol. 24, n<sup>o</sup> 1, p. 107–117. doi:10.1111/geb.12245.
- Gonzáles, Alberto. Parámetros biológico-pesqueros y talla mínima de captura de *Menticirrhus ophicephalus* (Jenyns). *Inf Inst Mar Peru*. 2012. vol. 39, n<sup>o</sup> 1–2, p. 43–52.
- Gutiérrez, Dimitri, Akester, Michael y Naranjo, Laura. Productivity and Sustainable Management of the Humboldt Current Large Marine Ecosystem under climate change. *Environmental Development*. 2016. vol. 17, n<sup>o</sup> 1, p. 126–144. doi:10.1016/j.envdev.2015.11.004.

- Gutiérrez, Mariano, Ramirez, Argiro, Bertrand, Sophie, Móron, Octavio y Bertrand, Arnaud. Progress in Oceanography Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster 'munida' (Pleuroncodes monodon) and anchoveta (Engraulis ringens) off Peru. *Progress in Oceanography*. 2008. vol. 79, n° 2-4, p. 256–263. doi: 10.1016/j.pocean.2008.10.019.
- Gutiérrez, Mariano, Swartzman, Gordon, Bertrand, Arnaud y Bertrand, Sophie. Anchovy (Engraulis ringens) and sardine (Sardinops sagax) spatial dynamics and aggregation patterns in the Humboldt Current ecosystem, Peru, from 1983–2003. *Fisheries Oceanography*. 2007. vol. 16, n° 2, p. 155–168. doi:10.1111/j.1365-2419.2006.00422.x.
- Hamilton, Andrew J. Species diversity or biodiversity? *Journal of Environmental Management*. 2005. vol. 75, n° 1, p. 89–92. doi:10.1016/j.jenvman.2004.11.012.
- Heip, Carlo, Warwick, Richard y d'Ozouville, Laurent. A European science plan on marine biodiversity. Inf. téc., European Marine and Polar Science. 1998.
- Hidalgo, M, Reglero, P, Alvarez-Berastegui, D, Torres, A P, Alvarez, I, Rodriguez, J M, Carbonell, A, Balbin, R y Alemany, F. Hidden persistence of salinity and productivity gradients shaping pelagic diversity in highly dynamic marine ecosystems. *Marine Environmental Research*. 2015. vol. 104, p. 47–50. doi:10.1016/j.marenvres.2015.01.001.
- Hillebrand, Helmut. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series*. 2004. vol. 273, n° 1992, p. 251–267.
- Holm, Sture. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*. 1979. vol. 6, n° 2, p. 65–70.
- Humboldt, A y Bonpland, A. *Essai sur la Géographie des Plantes Accompagné d'un Tableau Physique des Régions Équinoxiales* (Arno Press, New York, 1807).
- Huston, M. Biological diversity, soils, and economics. *Science*. 1993. vol. 262, n° 5140, p. 1676–1680. doi:10.1126/science.262.5140.1676.

- Huston, Michael. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*. 1979. vol. 113, nº 1, p. 81–101.
- Hutchinson, G E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*. 1959. vol. 93, nº 870, p. 145–159.
- Ibáñez, Christian M, Sepúlveda, Roger D, Ulloa, Patricio, Keyl, Friedemann y Pardogandarillas, M Cecilia. The biology and ecology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) in Chilean waters : a review Departamento de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ecología y Recursos Naturales Biología y ecología del calamar *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) en aguas chilenas : una revisión. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 2015. vol. 43, nº 3, p. 402–414. doi:10.3856/vol43-issue3-fulltext-2.
- IMARPE. Crucero 1202-04 de evaluación hidroacústica de los recursos pelágicos. Inf. téc., Instituto del Mar del Perú. 2012.
- Isbell, Forest I., Polley, H. Wayne y Wilsey, Brian J. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes. *Ecology Letters*. 2009. vol. 12, nº 5, p. 443–451. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01299.x.
- Jain, R K. Fish species diversity and its relationship to distance from the coast line. *Coenoses*. 1990. vol. 5, nº 1, p. 33–35.
- Johannesen, Edda, Høines, S, Dolgov, Andrey V y Fossheim, Maria. Demersal Fish Assemblages and Spatial Diversity Patterns in the Arctic-Atlantic Transition Zone in the Barents Sea. *PLoS ONE*. 2012. vol. 7, nº 4, p. 1–14. doi:10.1371/journal.pone.0034924.
- Johnson, Catherine L, Runge, Jeffrey A, Curtis, K Alexandra, Durbin, Edward G, Hare, Jonathan A, Incze, Lewis S, Link, Jason S, Melvin, Gary D, Brien, Todd D O y Guelpen, Lou Van. Biodiversity and Ecosystem Function in the Gulf of Maine : Pattern and Role of Zooplankton and Pelagic Nekton. *PLoS ONE*. 2011. vol. 6, nº 1, p. 1–18. doi:10.1371/journal.pone.0016491.

- Kaufman, Dawn M. Diversity of New World Mammals: Universality of the Latitudinal Gradients of Species and Bauplans. *Journal of Mammology*. 1995. vol. 76, n<sup>o</sup> 2, p. 322–334.
- Kaufman, Leonard y Rousseeuw, Peter J. *Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis* (John Wiley and Sons, New Jersey, 1990), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 0-471-73578-7.
- Kitanidis, P. K. *Introduction to Geostatistics: Applications in Hydrogeology* (Cambridge University Press, 1997). ISBN 0521583128,9780521583121,0521587476,9780521587471,9780511626166.
- Kneitel, Jamie M. y Chase, Jonathan M. Trade-offs in community ecology: Linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*. 2004. vol. 7, n<sup>o</sup> 1, p. 69–80. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00551.x.
- Koslow, J Anthony, Goericke, Ralf y Watson, William. Fish assemblages in the Southern California Current: relationships with climate, 1951 – 2008. *Fisheries Oceanography*. 2013. vol. 22, n<sup>o</sup> 3, p. 207–219. doi:10.1111/fog.12018.
- Le Fevre, Jacques, Legendre, Louis y Rivkin, Richard B. Fluxes of biogenic carbon in the Southern Ocean: Roles of large microphagous zooplankton. *Journal of Marine Systems*. 1998. vol. 17, n<sup>o</sup> 1-4, p. 325–345. doi:10.1016/S0924-7963(98)00047-5.
- Legendre, Pierre y Legendre, Louis. *Numerical Ecology* (Elsevier Science BV, Amsterdam, 1998), 2<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 0-444-89250-8.
- Letessier, Tom B, Cox, Martin J y Brierley, Andrews S. Drivers of variability in Euphausiid species abundance throughout the Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research*. 2011. vol. 0, n<sup>o</sup> 0, p. 1–16. doi:10.1093/plankt/fbr033.
- Levine, Jonathan M y HilleRisLambers, Janneke. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*. 2009. vol. 461, n<sup>o</sup> 7261, p. 254–7. doi:10.1038/nature08251.

- Luque, Carlos. Estudio de la biodiversidad hidrobiológica en Tumbes. Inf. téc., Instituto del Mar del Perú. 2008.
- Mabidi, Annah, Bird, Matthew S y Perissinotto, Renzo. Assessment of the physicochemical characteristics of surface waterbodies in a region earmarked for shale gas exploration (Eastern Cape Karoo, South Africa). *PloS one*. 2017. vol. 12, n<sup>o</sup> 6, p. 1–27. doi:10.1371/journal.pone.0178559.
- MacArthur, Robert. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species* (Princeton University Press, New Jersey, 1972), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 0691083533.
- MacArthur, Robert H. y Wilson, Edward. An equilibrium theory of insular zoogeography. *International Journal of Organic Evolution*. 1963. vol. 17, n<sup>o</sup> 4, p. 373–387. doi:10.1017/CBO9781107415324.004.
- Magurran, Anne y McGill, Brian. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment* (Oxford University Press, New York, 2011), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>.
- Magurran, Anne E. *Measuring Biological Diversity* (Blackwell Science Ltd, Oxford, 2004), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 9780632056330.
- Mallet, J. A species definition for the modern synthesis. *Trends In Ecology & Evolution*. 1995. vol. 10, n<sup>o</sup> 7, p. 294–299.
- Mantua, Nathan J, Hare, Steven R, Zhang, Yuan, Wallace, John M y Francis, Robert C. A Pacific Interdecadal Climate Oscillation with Impacts on Salmon Production. *Bulletin of the American Meteorological Society*. 1997. vol. 78, n<sup>o</sup> 6, p. 1069–1079.
- Meserve, Peter L y Glanz, William E. Geographical Ecology of Small Mammals in the Northern Chilean Arid Zone. *Journal of Biogeography*. 1978. vol. 5, n<sup>o</sup> 2, p. 135–148.
- Morato, Telmo, Hoyle, Simon D, Allain, Valerie y Nicol, Simon J. Seamounts are hotspots of pelagic biodiversity in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010. vol. 107, n<sup>o</sup> 21, p. 9707–9711. doi:10.1073/pnas.0910290107.

- Morrison, Wendy, Mark, Larry, Turk, Teresa y Wilson-Vandenberg, Deb. Analyzing and mapping fish assemblages off central California, USA. *California Fish and Game*. 2010. vol. 96, n<sup>o</sup> 2, p. 110–128.
- Myers, Alan A y Giller, Paul S. *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions* (Springer Netherlands, 1988), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 978-94-010-7033-1, 978-94-009-1199-4.
- Navarrete, Arturo H, Lagos, Nelson A y Ojeda, F Patricio. Latitudinal diversity patterns of Chilean coastal fishes : searching for causal processes. *Revista Chilena de Historia Natural*. 2014. vol. 1, n<sup>o</sup> 1, p. 1–11. doi:10.1186/0717-6317-1-2.
- Nenadic, Oleg y Greenacre, Michael. Correspondence Analysis in R, with Two- and Three dimensional graphics: The ca package. *Journal of Statistical Software*. 1993. vol. 20, n<sup>o</sup> 3, p. 1–13.
- Ñiquen, Miguel, Bouchon, Marilú, Ulloa, Danny y Medina, Ana. Análisis de la pesquería del jurel *Trachurus murphyi* en el Perú. *Revista Peruana de Biología*. 2013. vol. 20, n<sup>o</sup> 1, p. 97–106.
- Ormond, Rupert F G, Gage, John D y Angel, Martin. *Marine Biodiversity: Patterns and Processes* (Cambridge University Press, Cambridge, 1997), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 0521552222.
- Osman, Richard W. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecological Monographs*. 1977. vol. 47, n<sup>o</sup> 1, p. 37–63.
- Paine, Robert T. Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist*. 1966. vol. 100, n<sup>o</sup> 910, p. 65–75.
- Paredes, Carlos, Cardoso, Franz, Santamaría, José, Esplana, Jhonatan y Llaja, Lesly. Lista anotada de los bivalvos marinos del Perú. *Revista Peruana de Biología*. 2016. vol. 23, n<sup>o</sup> 2, p. 127–150. doi:10.15381/rpb.v23i2.12397.



- Parrish, J D y Salla, S B. Interspecific Competition, Predation and Species Diversity. *Journal of Theoretical Biology*. 1970. vol. 27, p. 207–220.
- Pauly, D y Tsukayama, I. *The Peruvian anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change*, vol. 1 de 1 (International Center for Living Aquatic Resources Management Contribution, Manila, Filipinas, 1987), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>.
- Petraitis, Peter S., Latham, Roger Earl y Niesenbaum, Richard A. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*. 1989. vol. 64, n<sup>o</sup> 4, p. 393–418.
- Poisot, Timothée, Stouffer, Daniel B. y Gravel, Dominique. Beyond species: Why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*. 2015. vol. 124, n<sup>o</sup> 3, p. 243–251. doi:10.1111/oik.01719.
- Poos, Mark S. y Jackson, Donald A. Addressing the removal of rare species in multivariate bioassessments: The impact of methodological choices. *Ecological Indicators*. 2012. vol. 18, p. 82–90. doi:10.1016/j.ecolind.2011.10.008.
- Preston, F W. Time and space and the variation of species. *Ecology*. 1960. vol. 41, n<sup>o</sup> 4, p. 612–627.
- Quiñones, Javier, Mianzan, Hermes, Purca, Sara, Robinson, Kelly L, Adams, D y Acha, E Marcelo. Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine Biology*. 2015. vol. 1, n<sup>o</sup> August 2016. doi:10.1007/s00227-015-2751-4.
- Quiroz, Marco, Zambrano, Martin y Cardenas, Freddy. El recurso Camotillo (*Normanichtys crockeri*) en la zona sur del Peru, abril 1995 a enero 1996. *Inf Prog Inst Mar Peru*. 1996. vol. 46, n<sup>o</sup> 1, p. 19–29.
- R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2014.
- Rapoport, E H. Remarks on marine and continental biogeography : an areographical

- viewpoint. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 1994. vol. 343, n<sup>o</sup> 1303, p. 71–78.
- Raup, David M. y Crick, Rex E. Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology*. 1979. vol. 53, n<sup>o</sup> 5, p. 1213–1227.
- Rex, Michael A. Community Structure in the Deep-Sea Benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1981. vol. 12, p. 331–353. doi:10.1146/annurev.es.12.110181.001555.
- Rohde, Klaus. The larger area of the tropics does not explain latitudinal gradients in species diversity. *Oikos*. 1997. vol. 79, n<sup>o</sup> 1, p. 169–172.
- Rohde, Klaus. Latitudinal gradients in species diversity. Area matters, but how much? *Oikos*. 1998. vol. 82, n<sup>o</sup> 1, p. 184–190. doi:10.2307/3546928.
- Rosenzweig, Michael. *Species diversity in space and time*, vol. 1 (Cambridge University Press, 1995), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 0521496187.
- Rousseeuw, P. J. Silhouettes - a Graphical Aid To the Interpretation and Validation of Cluster-Analysis. *Journal of Computational and Applied Mathematics*. 1987. vol. 20, p. 53–65. doi:10.1016/0377-0427(87)90125-7.
- Roxburgh, Stephen H., Shea, Katriona y Wilson, Bastow. The intermediate disturbance hypothesis : patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*. 2004. vol. 85, n<sup>o</sup> 2, p. 359–371.
- Roy, K, Jablonski, D, Valentine, J W y Rosenberg, G. Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1998. vol. 95, n<sup>o</sup> 7, p. 3699–3702. doi:10.1073/pnas.95.7.3699.
- Rykaczewski, Ryan R y Checkley, David M. Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions. *PNAS*. 2008. vol. 105, n<sup>o</sup> 6, p. 1965–1970.

- Sanches, Adriano, Schneck, Fabiana, Hepp, Luiz Ubiratan, Simões, Nadson Ressayé, Siqueira, Tadeu y Bini, Luis Mauricio. Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*. 2011. vol. 23, n° 3, p. 318–331. doi:10.1590/S2179-975X2012005000010.
- Sanchez, Sonia. Variacion estacional e interanual de la biomasa fitoplanctonica y concentraciones de clorofila a, frente a la costa peruana durante 1976-2000. *Boletín Instituto del Mar del Peru*. 2000. vol. 1, n° 19, p. 29–43.
- Sanders, Howard L. Marine Benthic Diversity: A comparative study. *The American Naturalist*. 1968. vol. 102, n° 925, p. 243–282.
- Sfakiotakis, Michael, Lane, David y Davies, Bruce. Review of Fish Swimming Modes for Aquatic Locomotion. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*. 1999. vol. 24, n° 2, p. 237–252.
- Shimadzu, Hideyasu, Dornelas, Maria, Henderson, Peter a y Magurran, Anne E. Diversity is maintained by seasonal variation in species abundance. *BMC biology*. 2013. vol. 11, n° 1, p. 98. doi:10.1186/1741-7007-11-98.
- Smith, Katherine F. y Brown, James H. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecology and Biogeography*. 2002. vol. 11, n° 4, p. 313–322. doi:10.1046/j.1466-822X.2002.00286.x.
- Speight, Martin y Henderson, Peter. *Marine Ecology: Concepts and Applications* (Wiley-Blackwell, Oxford, 2010), 1<sup>a</sup> edición. ISBN 9781405126991.
- Stevens, George C. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography*. 1996. vol. 23, n° 1, p. 149–154.
- Swartzman, Gordon, Bertrand, Arnaud, Gutiérrez, Mariano, Bertrand, Sophie y Vasquez, Luis. The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. *Progress in Oceanography*. 2008. vol. 79, p. 228–237. doi:10.1016/j.pocean.2008.10.021.

- Tarazona, Juan, Gutierrez, Dimitri, Paredes, Carlos y Indacochea, Aldo. Overview and challenges of marine biodiversity research in Peru. *Gayana*. 2003. vol. 67, n° 2, p. 206–231.
- Terborgh, John W. On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist*. 1973. vol. 107, n° 956, p. 481–501. doi:10.1086/282852.
- Terborgh, John W. Toward a trophic theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015. vol. 112, n° 37, p. 11415–11422. doi:10.1073/pnas.1501070112.
- Terlizzi, Antonio, Anderson, Marti J., Bevilacqua, Stanislaw, Frascchetti, Simonetta, Włodarska-Kowalczyk, Maria y Ellingsen, Kari E. Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? *Diversity and Distributions*. 2009. vol. 15, n° 3, p. 450–458. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00551.x.
- Timms, Laura L, Bowden, Joseph J, Summerville, Keith S y Buddle, Chris M. Does species-level resolution matter? Taxonomic sufficiency in terrestrial arthropod biodiversity studies. *Insect Conservation and Diversity*. 2013. vol. 6, p. 453–462. doi:10.1111/icad.12004.
- United-Nations. Convention on Biological Diversity. Inf. téc., Rio de Janeiro. 1992.
- Vildoso, Abelardo B., Vélez, Juan D., Chirichigno, Norma F. y Chirinos, A. Diversidad de los peces marinos del Perú. *Boletín Instituto del Mar del Perú*. 1999. vol. 18, n° 1-2, p. 49–76.
- Walker, D R y Peterson, W T. Relationships between hydrography , phytoplankton production , biomass , cell size and species composition , and copepod production in the southern Benguela upwelling system in April 1988. *South African Journal of Marine Science*. 1991. vol. 1, n° 11, p. 289–305. doi:10.2989/025776191784287529.

- Wallace, A R. On the habits of the butterflies of the amazon valley. *Transactions of the Entomological Society of London*. 1853. vol. 2, p. 253–264.
- Weithoff, G, Waltz, N y Gaedke, U. The intermediate disturbance hypothesis - species diversity or functional diversity? *J. Plankton Res*. 2001. vol. 23, p. 1147–1155.
- Whittaker, R H. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*. 2015. vol. 21, n° 2, p. 213–251.
- Whittaker, Robert. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*. 1960. vol. 30, n° 3, p. 279–338.
- Willig, M R, Kaufman, D M y Stevens, R D. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2003. vol. 34, p. 273–309. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032.
- Willig, Michael R. Challenges to understanding dynamics of biodiversity in time and space. *Paleobiology*. 2003. vol. 29, n° 1, p. 30–33. doi:10.1666/0094-8373(2003)029<0030:CTUDOB>2.0.CO;2.
- Willig, Michael R y Gannon, Michael R. Gradients of species density and turnover in marsupials: A hemispheric perspective. *Journal of Mammalogy*. 1997. vol. 78, n° 3, p. 756–765. doi:10.2307/1382934.
- Wright, David Hamilton. Species-energy theory : an extension of species-area theory. *Oikos*. 1983. vol. 41, n° 3, p. 496–506. doi:10.2307/3544109.
- Yachi, S y Loreau, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1999. vol. 96, n° 4, p. 1463–1468. doi: 10.1073/pnas.96.4.1463.
- Yupanqui, Williams, Quipúzcoa, Luis, Marquina, Robert, Velazco, Federico y Gutiérrez, Dimitri. Composición y distribución del macrobentos en la Ensenada de Sechura, Piura, Perú. *Revista Peruana de Biología*. 2007. vol. 14, n° 1, p. 75–85.

- Zachos, Frank E. *Species Concepts in Biology: Historical Development, Theoretical Foundations and Practical Relevance* (Springer, Vienna, 2016), 1<sup>a</sup> ed<sup>ón</sup>. ISBN 978-3-319-44964-7. doi:10.1007/978-3-319-44966-1.
- Zeileis, Achim, Kleiber, Christian, Walter, Krämer y Hornik, Kurt. Testing and dating of structural changes in practice. *Computational Statistics and Data Analysis*. 2003. vol. 44, n<sup>o</sup> 1-2, p. 109–123. doi:10.1016/S0167-9473(03)00030-6.
- Zeileis, Achim, Leisch, Friedrich, Hornik, Kurt y Kleiber, Christian. strucchange: An R package for testing for structural change in linear regression models. *Journal of Statistical Software*. 2002. vol. 7, n<sup>o</sup> 2, p. 1–38.
- Zhang, Yu, Chen, Han Y H y Taylor, Anthony. Multiple drivers of plant diversity in forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*. 2014. vol. 23, n<sup>o</sup> 8, p. 885–893. doi:10.1111/geb.12188.
- Zuta, Salvador y Guillen, Oscar. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. *Bol. Inst. Mar.* 1970. vol. 2, n<sup>o</sup> 5, p. 157–324.

## **Capítulo XI**

# **ANEXOS**

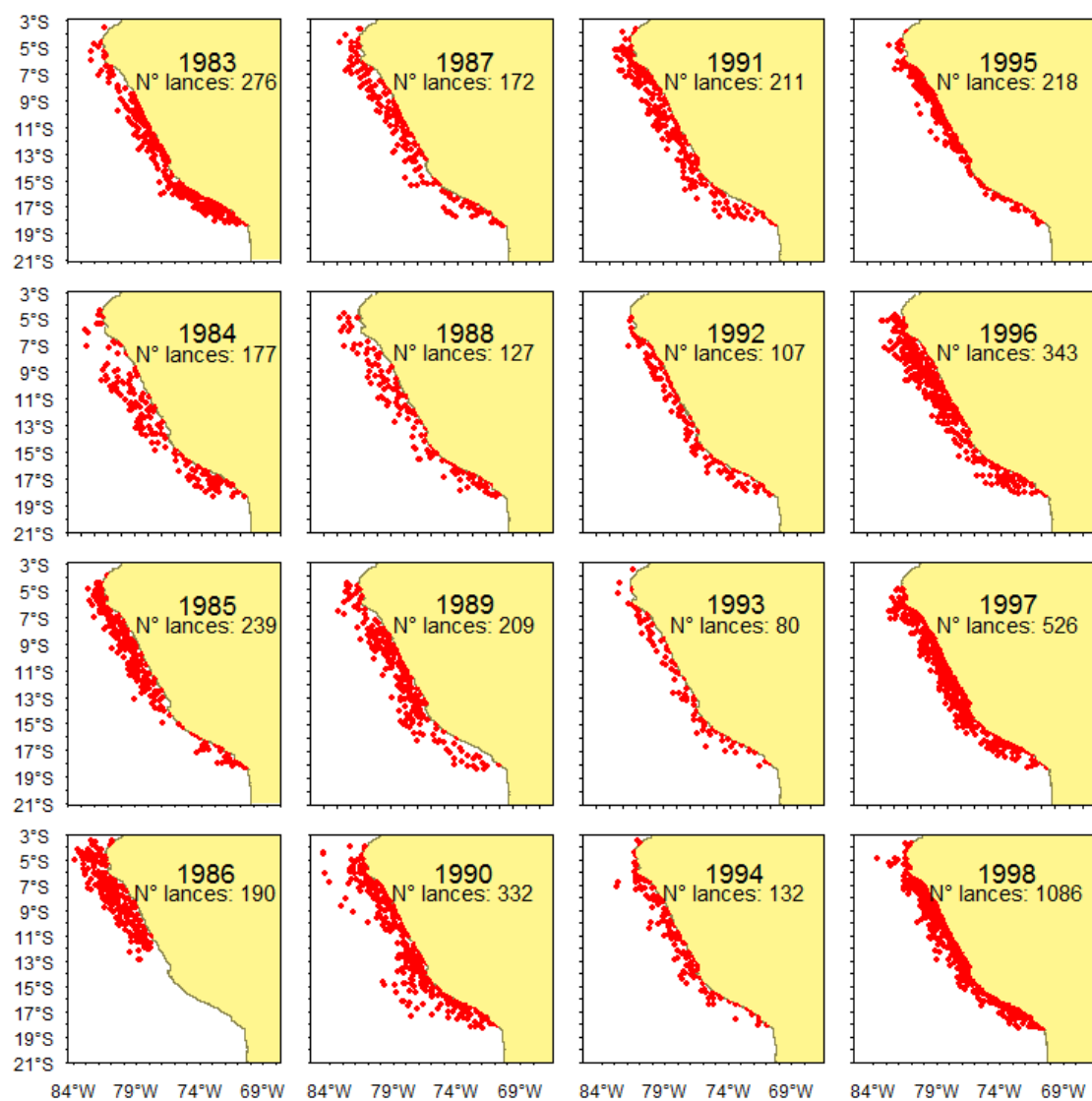


Figura 25: Puntos de lance de los CERP realizados cada año (1983-1998).



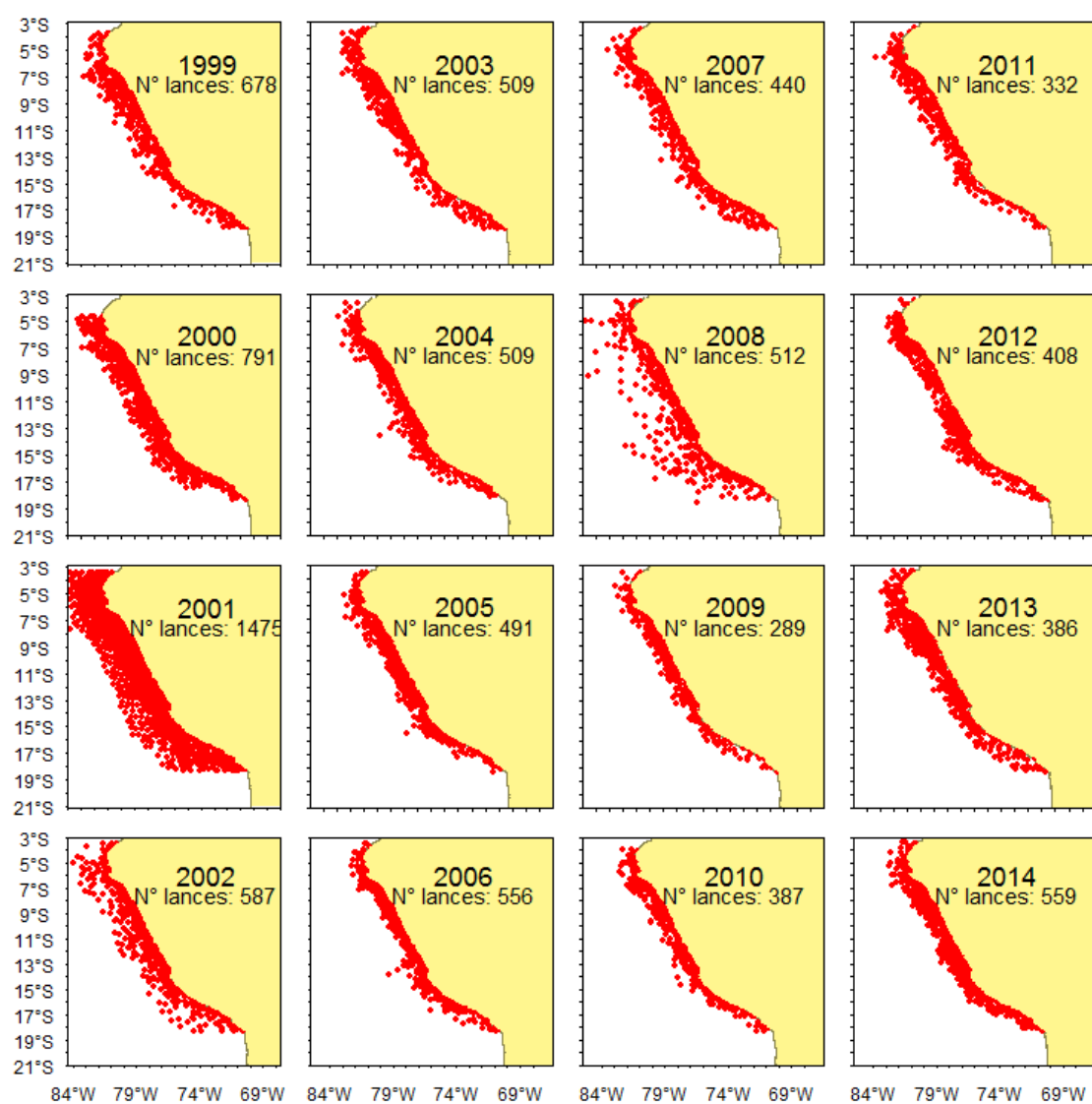


Figura 26: Puntos de lance de los CERP realizados cada año (1999-2014).

Tabla 8: CERP empleados en este estudio. El nombre de cada CERP viene formado de la siguiente manera: AAMI-MF, siendo AA el año de realización, MI el mes que inició y MF el mes que finalizó cada CERP. Cuando MI es igual a MF solo se coloca MI.

CERP	Inicio	Fin	CERP	Inicio	Fin
8303-05	17/03/1983	02/05/1983	9811-12	30/11/1998	21/12/1998
8310	10/10/1983	10/12/1983	9902-03	13/02/1999	30/03/1999
8406-07	27/06/1984	17/07/1984	9906	14/06/1999	28/06/1999
8408-09	18/08/1984	20/09/1984	9909	01/09/1999	11/09/1999
8412	13/12/1984	17/12/1984	9911-12	25/11/1999	14/12/1999
8501-02	03/02/1985	02/03/1985	0006-07	09/06/2000	17/07/2000
8503-05	23/03/1985	12/05/1985	0008-09	28/08/2000	23/09/2000
8508-09	30/08/1985	02/10/1985	0010-11	11/10/2000	13/11/2000
8604-05	20/04/1986	15/05/1986	0103-04	03/03/2001	09/04/2001
8708-09	26/08/1987	28/09/1987	0107-08	05/07/2001	06/08/2001
8805-06	16/05/1988	09/07/1988	0110-11	07/10/2001	05/12/2001
8907-08	13/07/1989	04/09/1989	0202-03	21/02/2002	18/03/2002
8910-12	25/10/1989	09/12/1989	0208	10/08/2002	31/08/2002
9001-02	19/01/1990	16/02/1990	0209-11	01/10/2002	13/11/2002
9003	04/03/1990	21/03/1990	0302-04	28/02/2003	31/03/2003
9007-08	04/07/1990	07/08/1990	0305-06	21/05/2003	08/06/2003
9008-09	04/08/1990	17/09/1990	0308-09	17/08/2003	14/09/2003
9009-10	30/09/1990	31/10/1990	0310-12	02/11/2003	08/12/2003
9002-04	25/02/1990	24/04/1990	0402-03	09/02/2004	22/03/2004
9012-01	04/12/1990	31/01/1991	0408-09	07/08/2004	02/09/2004
9106-07	07/06/1991	29/07/1991	0411-12	30/11/2004	16/12/2004
9201-02	22/01/1992	25/02/1992	0411	19/11/2004	23/11/2004
9301-03	31/01/1993	27/03/1993	0502-03	23/02/2005	31/03/2005
9401-03	11/01/1994	02/03/1994	0508-09	17/08/2005	20/09/2005
9408-09	11/08/1994	15/09/1994	0511-12	28/11/2005	23/12/2005
9502-04	16/02/1995	02/04/1995	0512	27/12/2005	29/12/2005
9508-09	13/08/1995	18/09/1995	0602-04	25/02/2006	12/04/2006
9602-04	10/02/1996	31/03/1996	0608-09	13/08/2006	30/08/2006
9608-09	12/08/1996	24/09/1996	0611-12	09/11/2006	21/12/2006
9610	22/10/1996	30/10/1996	0702-04	25/02/2007	05/04/2007
9611-12	16/11/1996	19/12/1996	0708-09	11/08/2007	18/09/2007
9702-04	18/02/1997	21/04/1997	0712	04/12/2007	14/12/2007
9709-10	04/09/1997	08/10/1997	0802-04	29/02/2008	08/04/2008
9803-05	22/03/1998	07/05/1998	0805-07	03/06/2008	15/07/2008
9805-06	25/05/1998	23/06/1998	0808-09	22/08/2008	20/09/2008
9808-09	23/08/1998	18/09/1998	0811-12	08/11/2008	22/12/2008

Tabla 9: Continuación

CERP	Inicio	Fin	CERP	Inicio	Fin
0902-04	28/02/2009	13/04/2009	1110-12	01/11/2011	20/11/2011
0908-09	28/08/2009	30/09/2009	1202-04	20/02/2012	10/04/2012
0912	08/12/2009	29/12/2009	1209-11	21/09/2012	02/11/2012
1001-02	27/01/2010	13/02/2010	1211-12	23/11/2012	30/11/2012
1002-04	26/02/2010	07/04/2010	1302-04	26/02/2013	06/04/2013
1008-09	17/08/2010	16/09/2010	1308-09	19/08/2013	19/09/2013
1011-12	14/11/2010	21/12/2010	1402-04	22/02/2014	10/04/2014
1102-04	27/02/2011	15/04/2011	1408-10	11/08/2014	26/09/2014
1108-10	01/09/2011	05/10/2011	1411-12	07/11/2014	12/12/2014

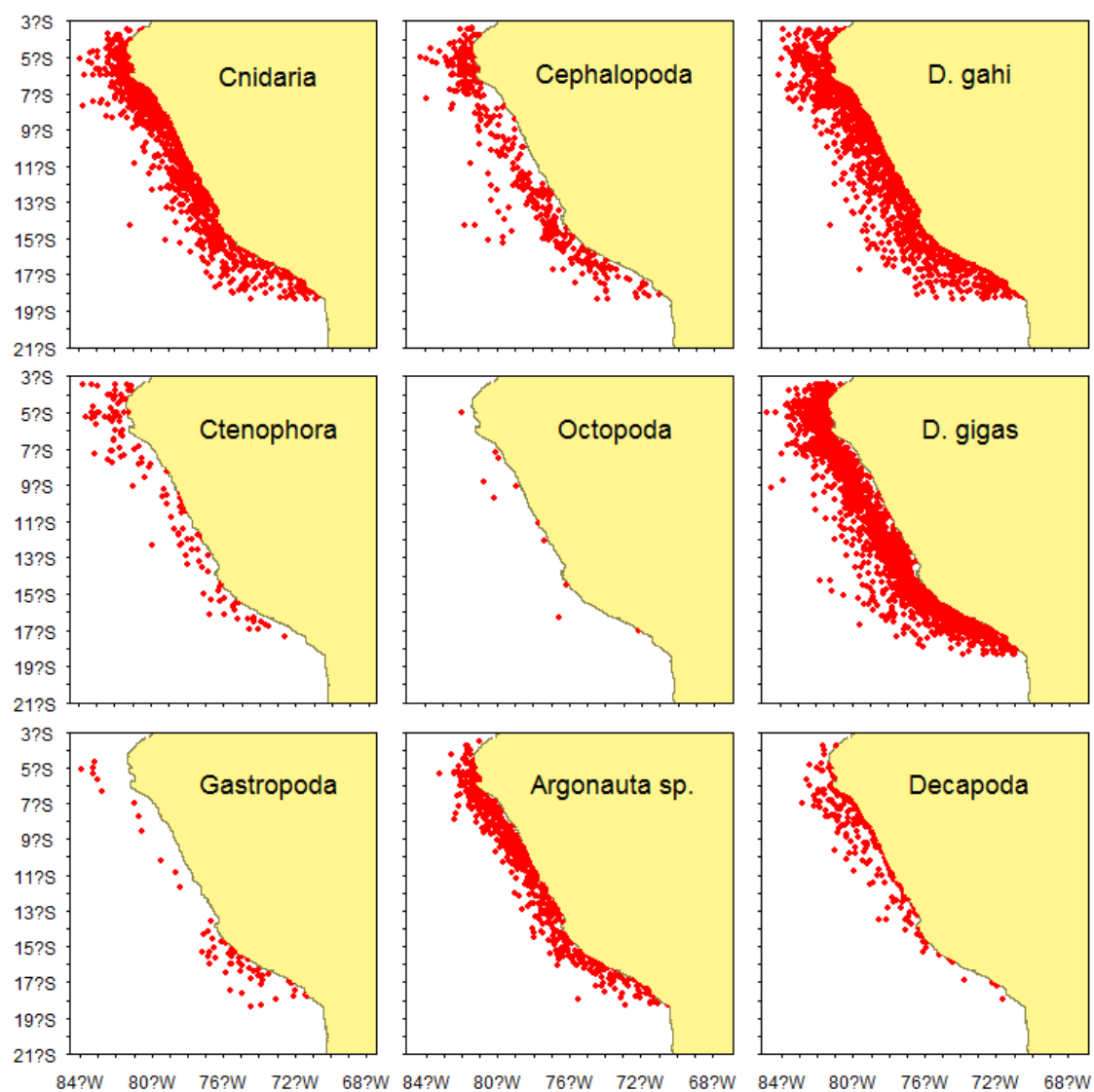


Figura 27: Distribución espacial de los diferentes taxones encontradas.

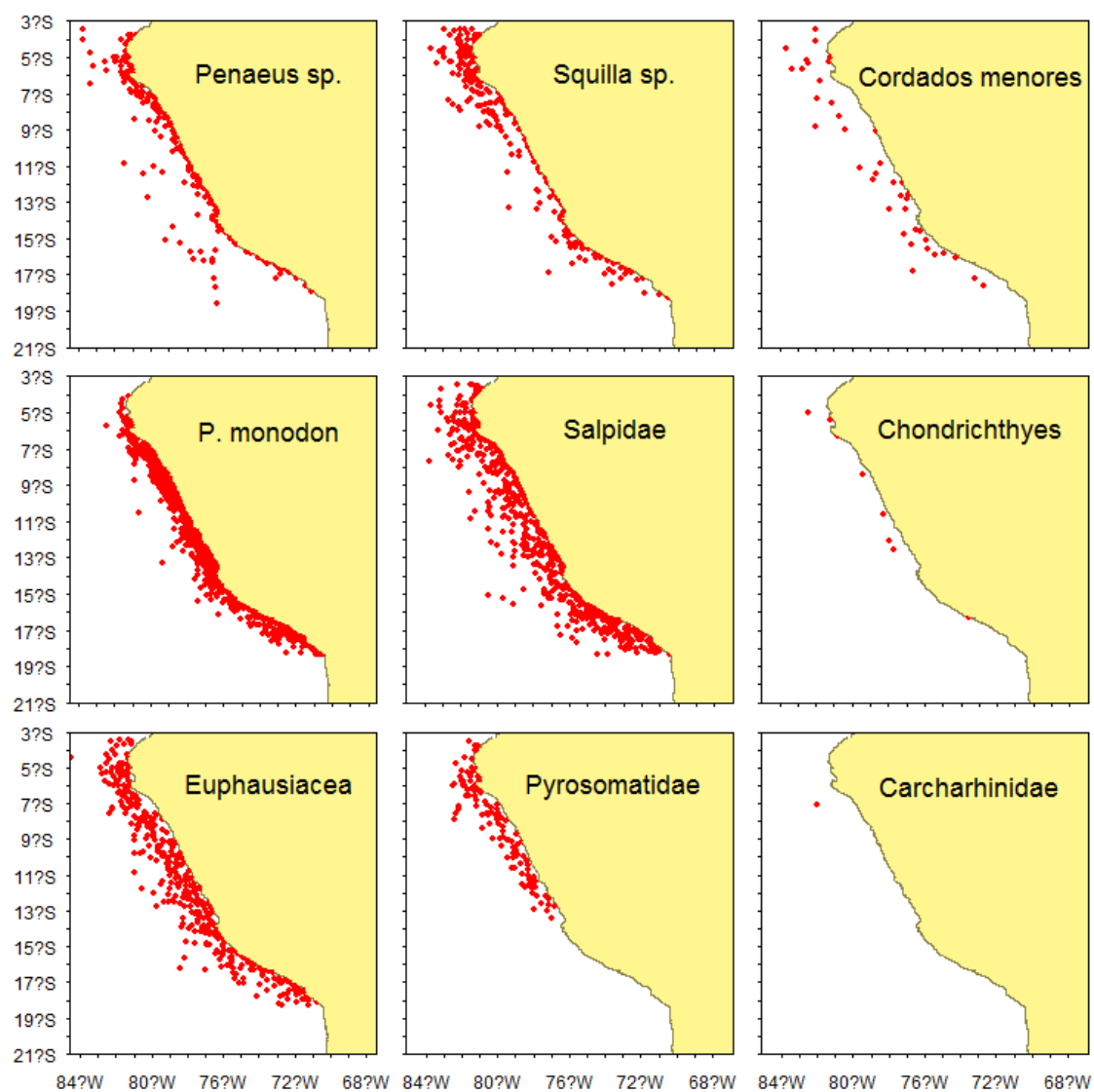


Figura 27: *Continuación*

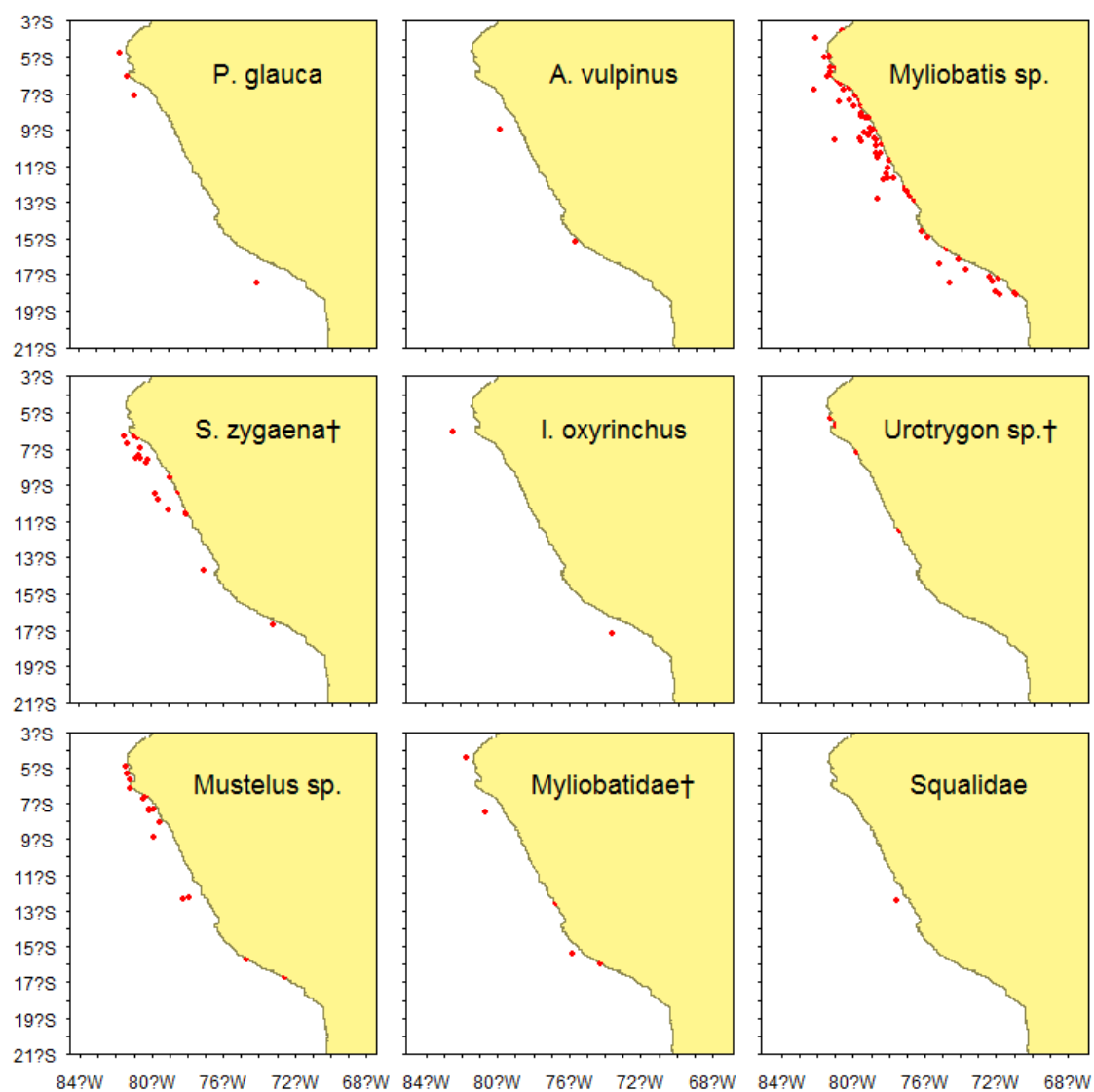


Figura 27: *Continuación*

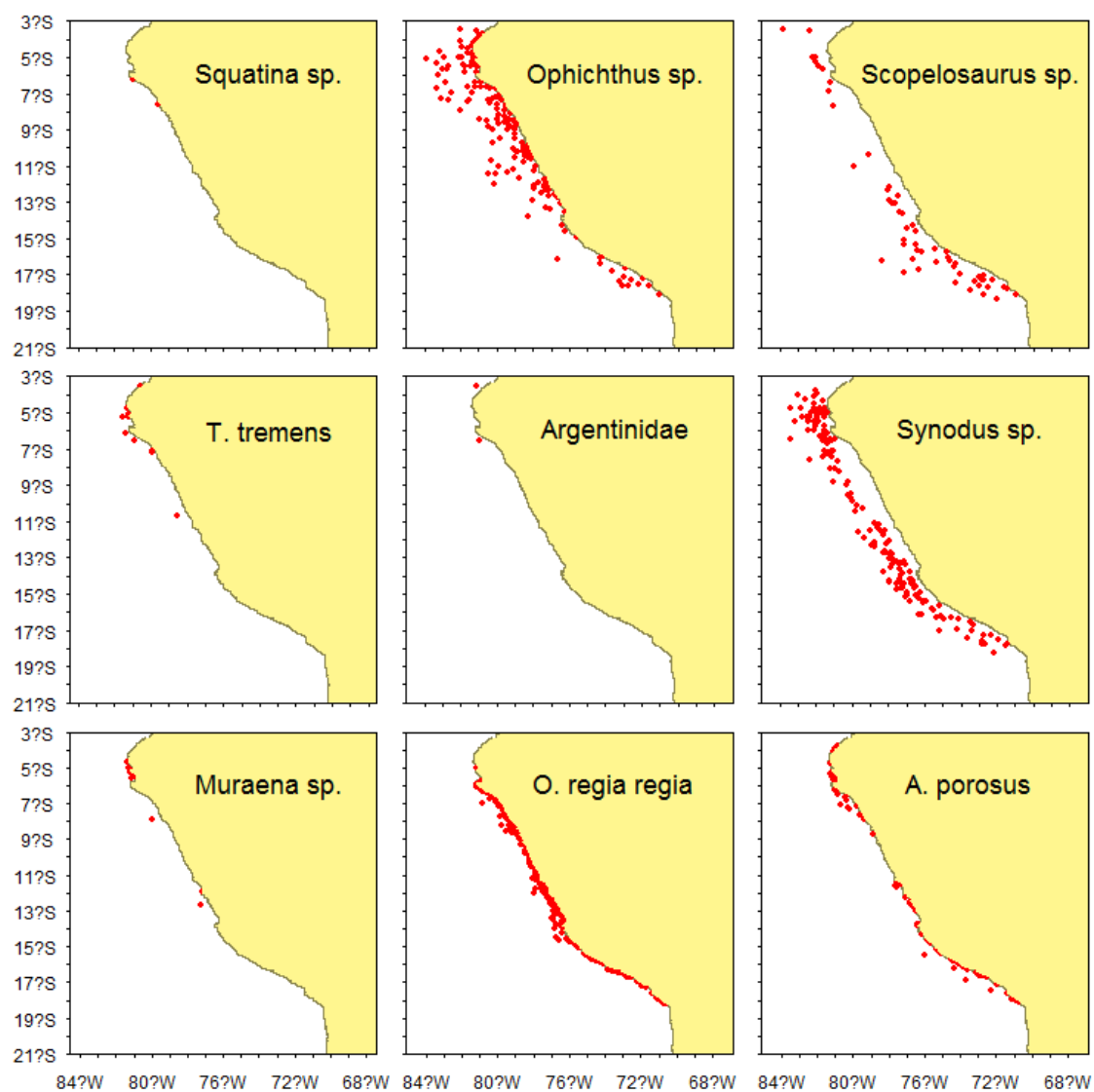


Figura 27: *Continuación*

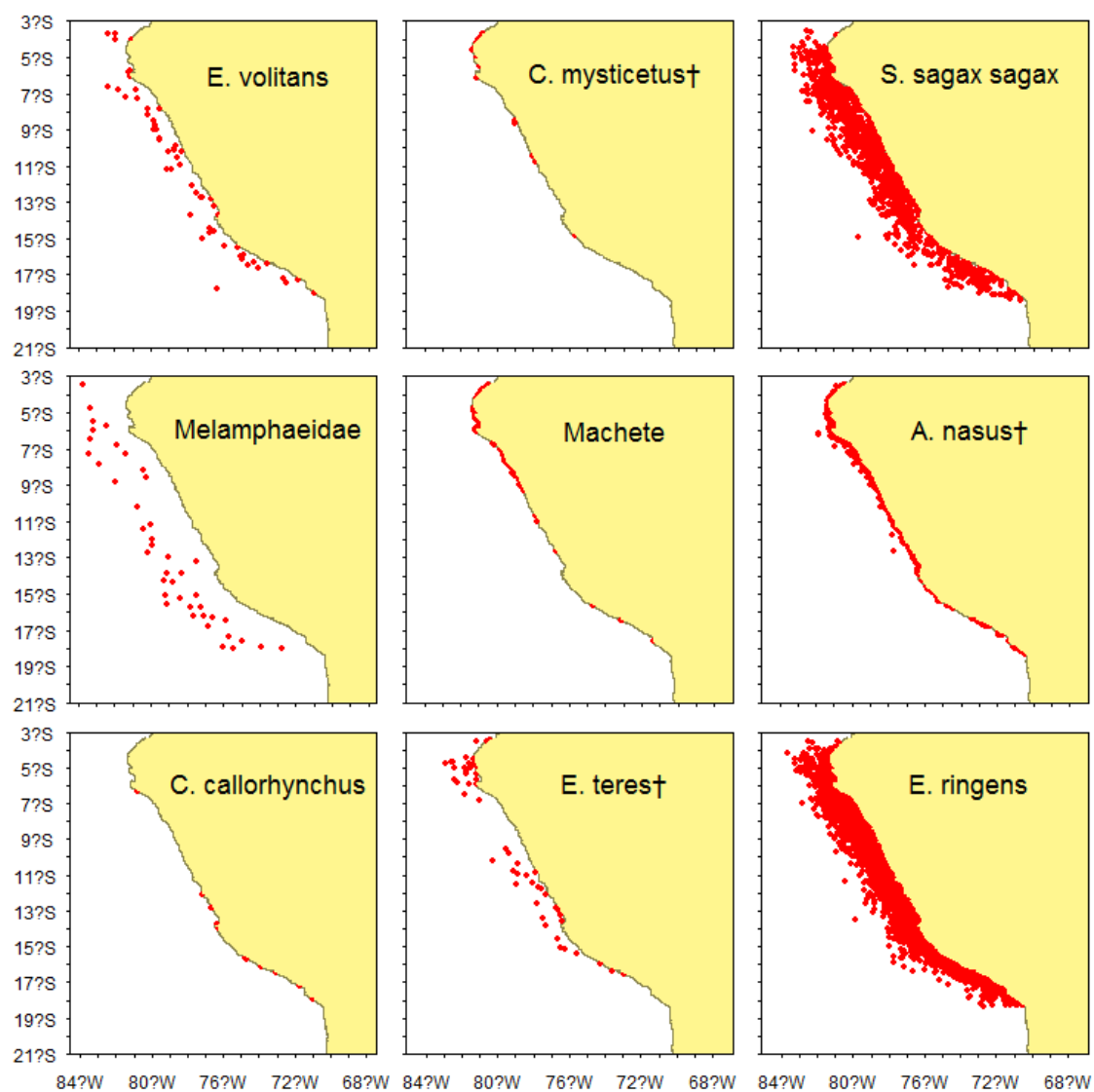


Figura 27: *Continuación*



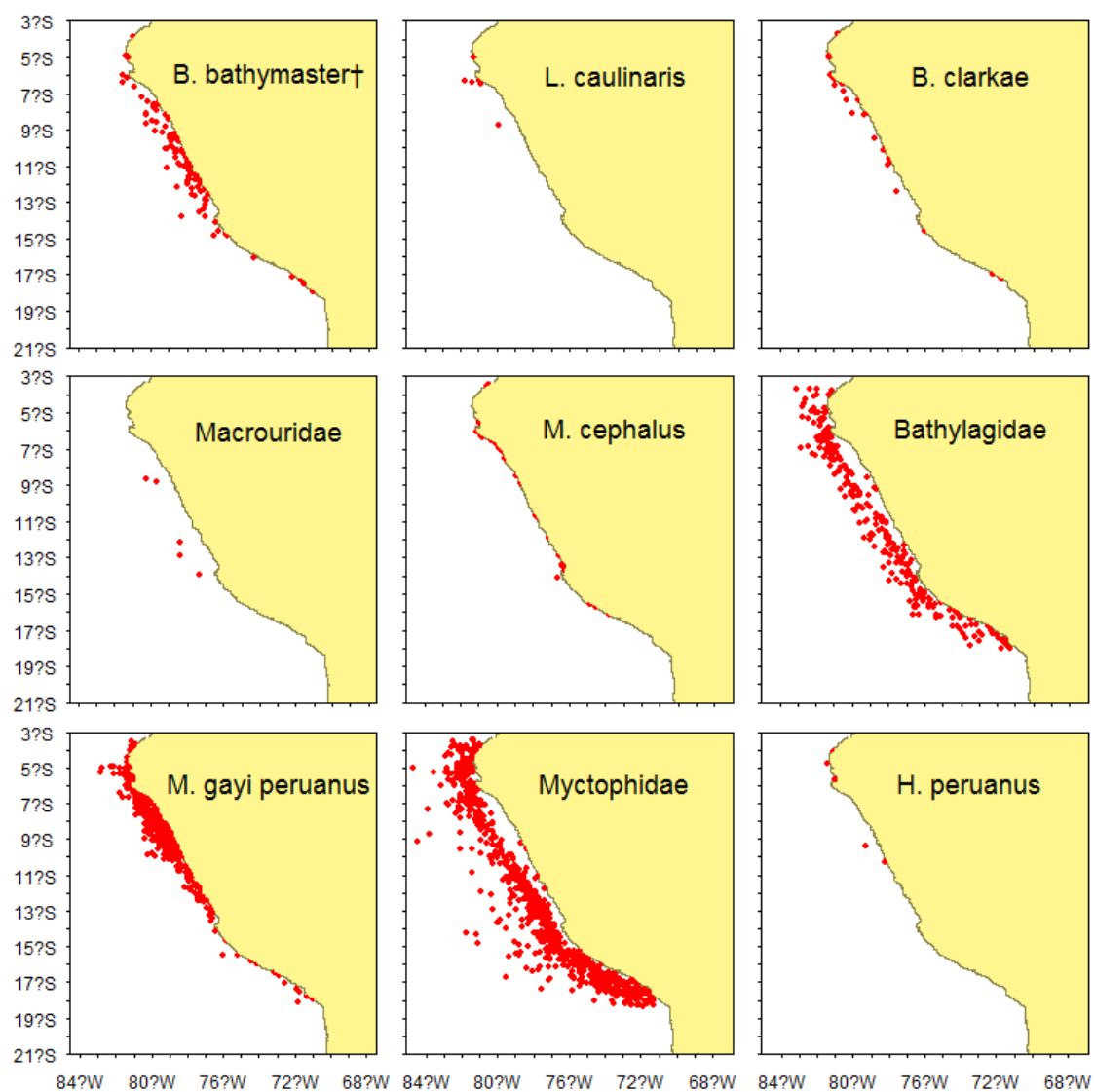


Figura 27: *Continuación*

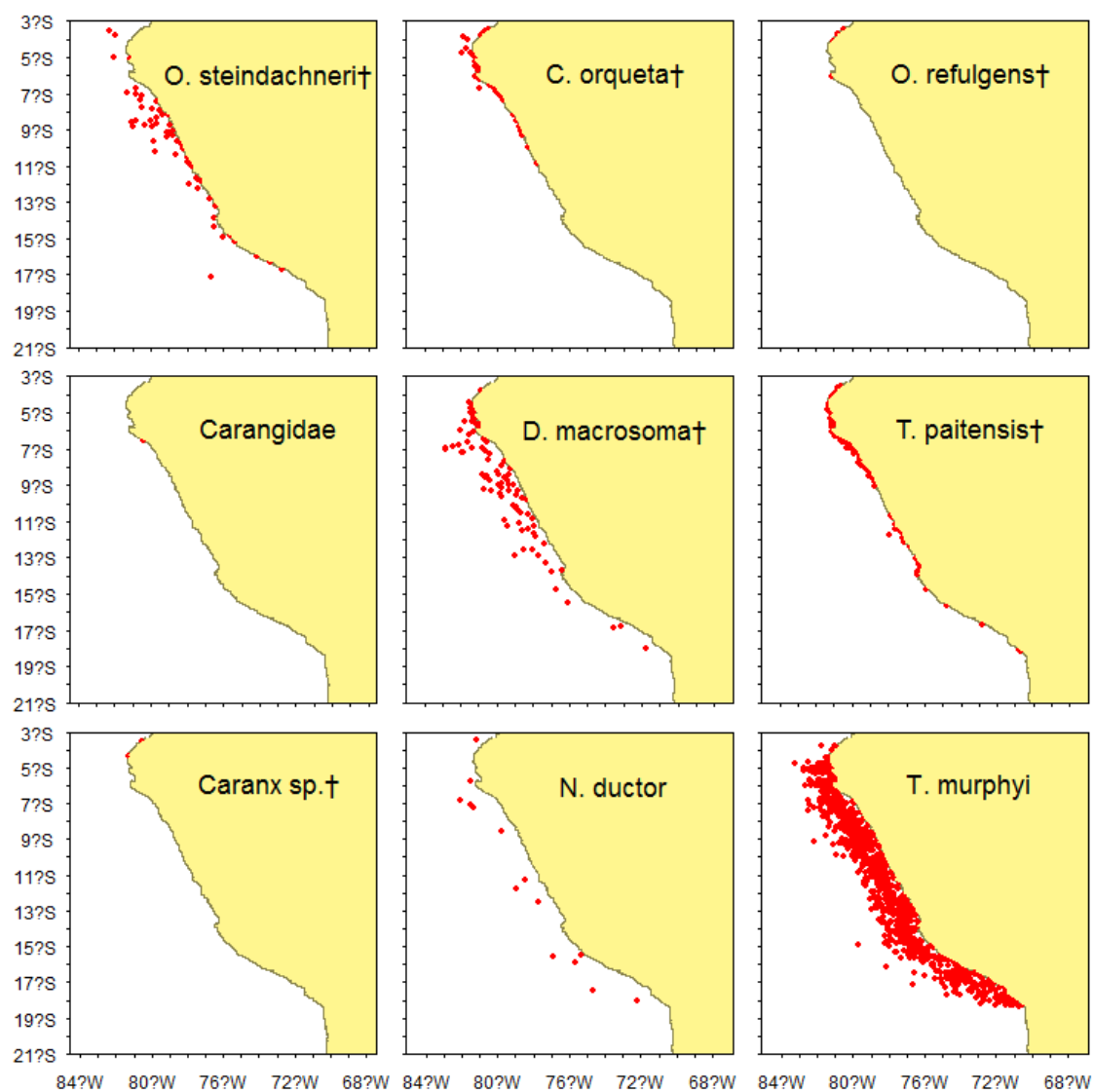


Figura 27: *Continuación*

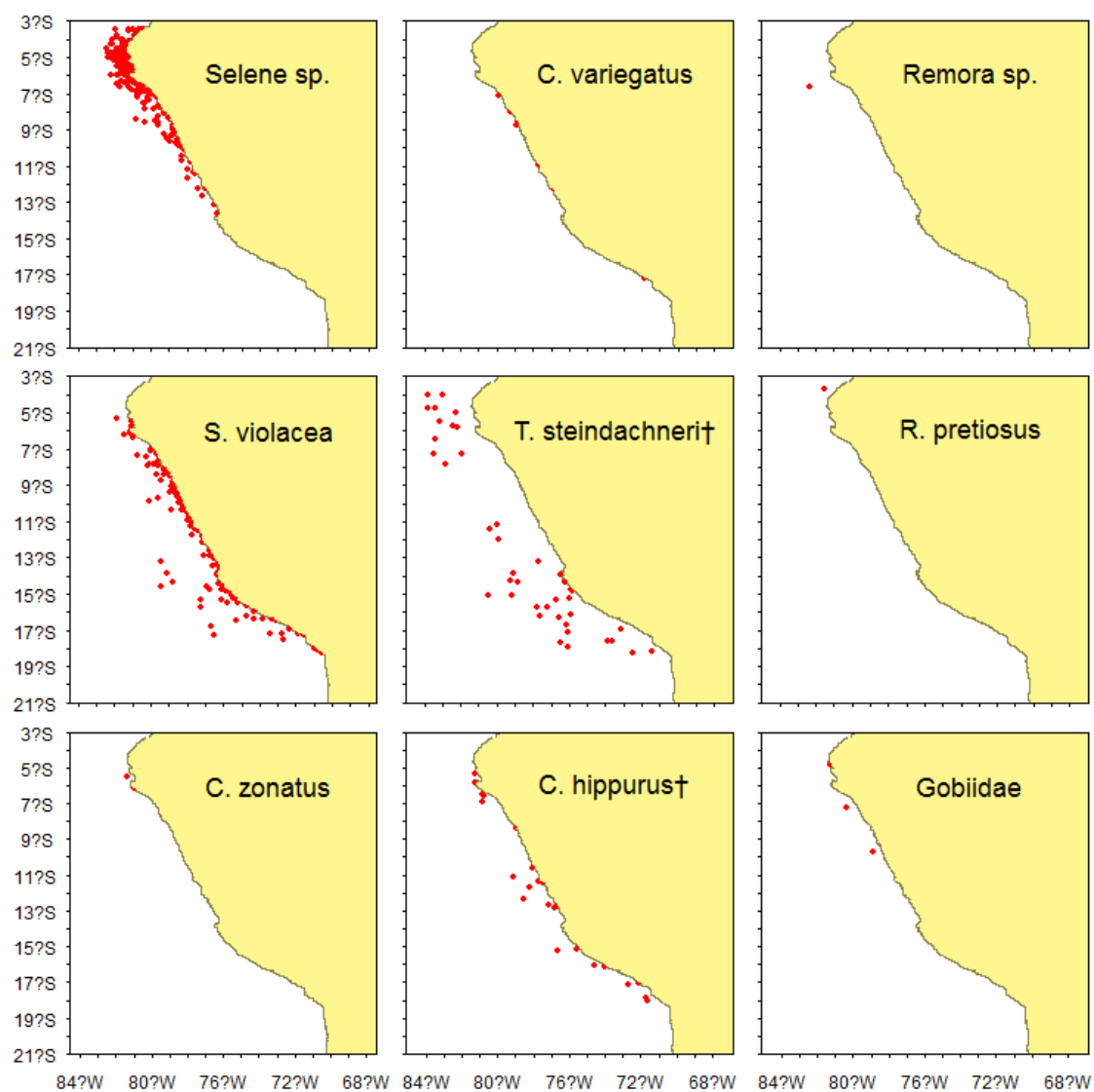


Figura 27: *Continuación*

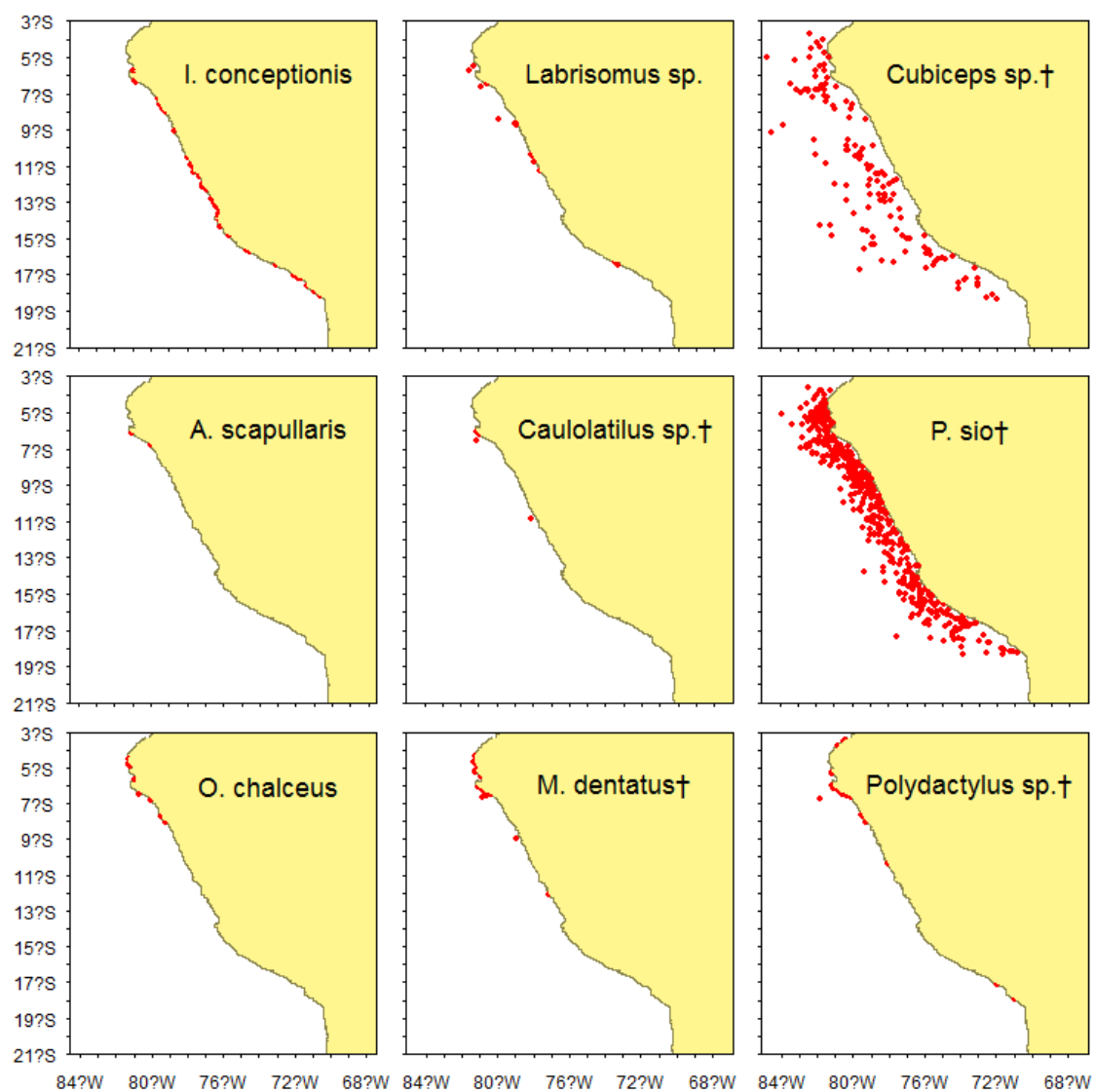


Figura 27: *Continuación*

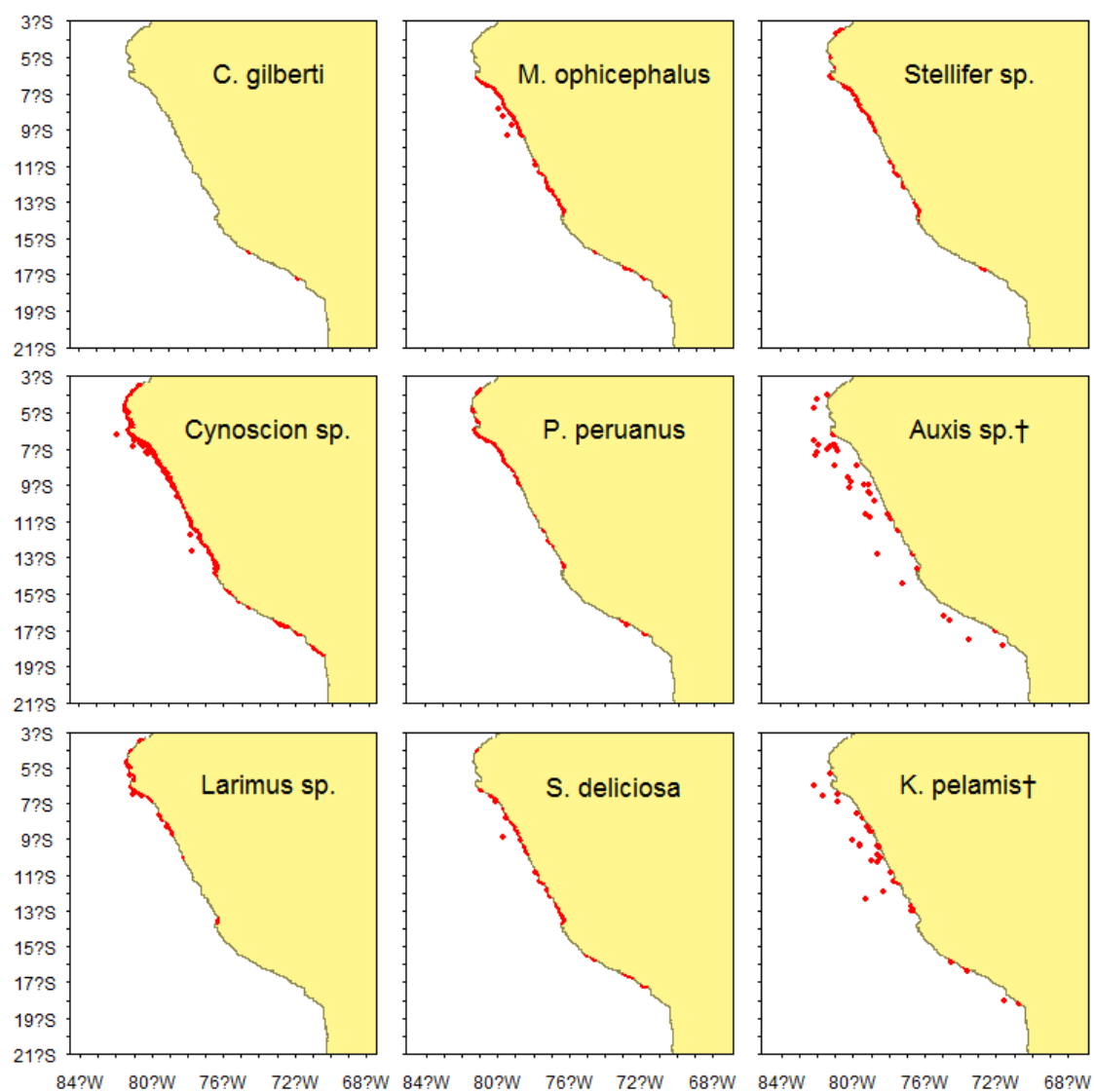


Figura 27: *Continuación*

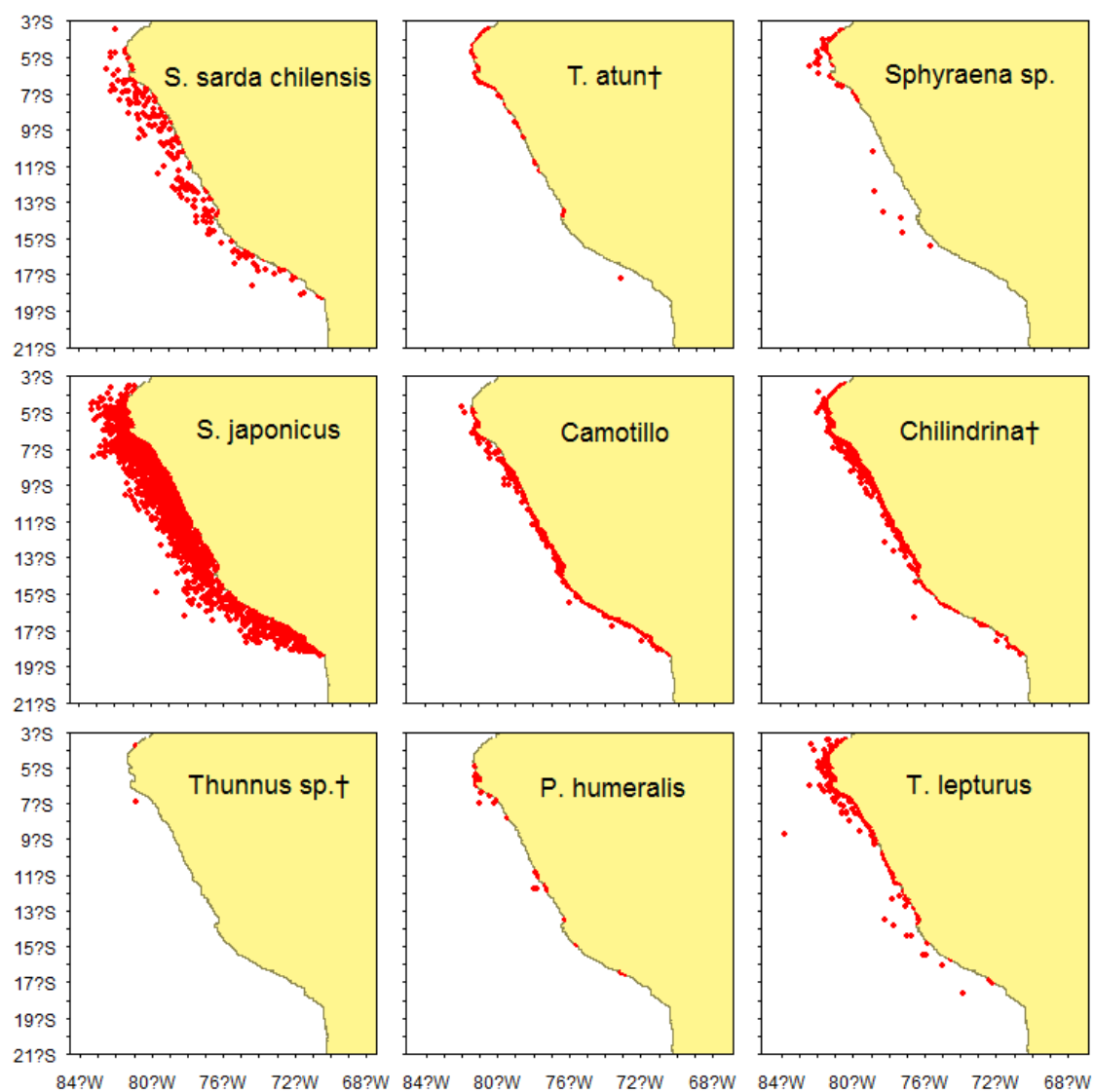


Figura 27: *Continuación*

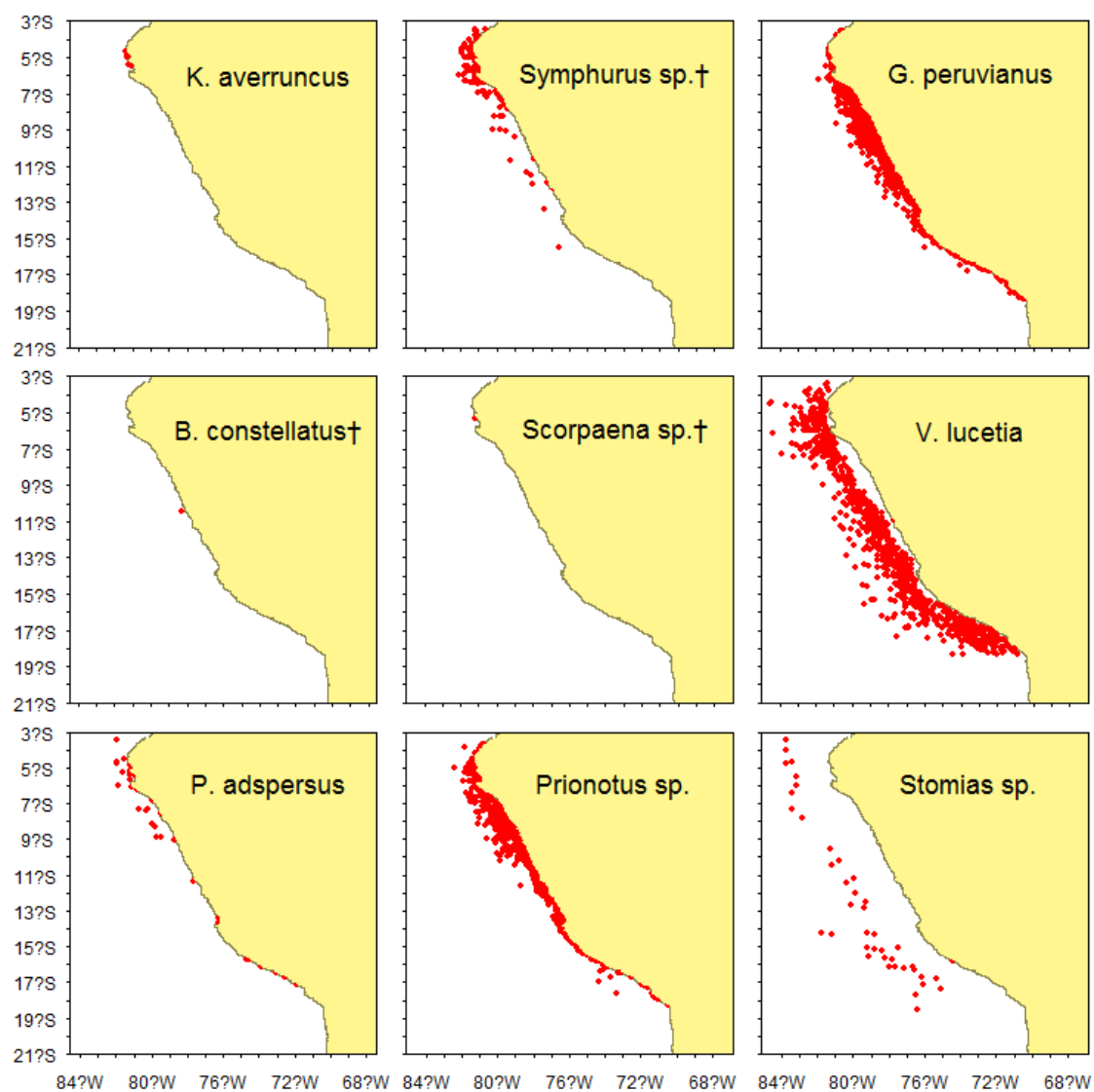


Figura 27: *Continuación*

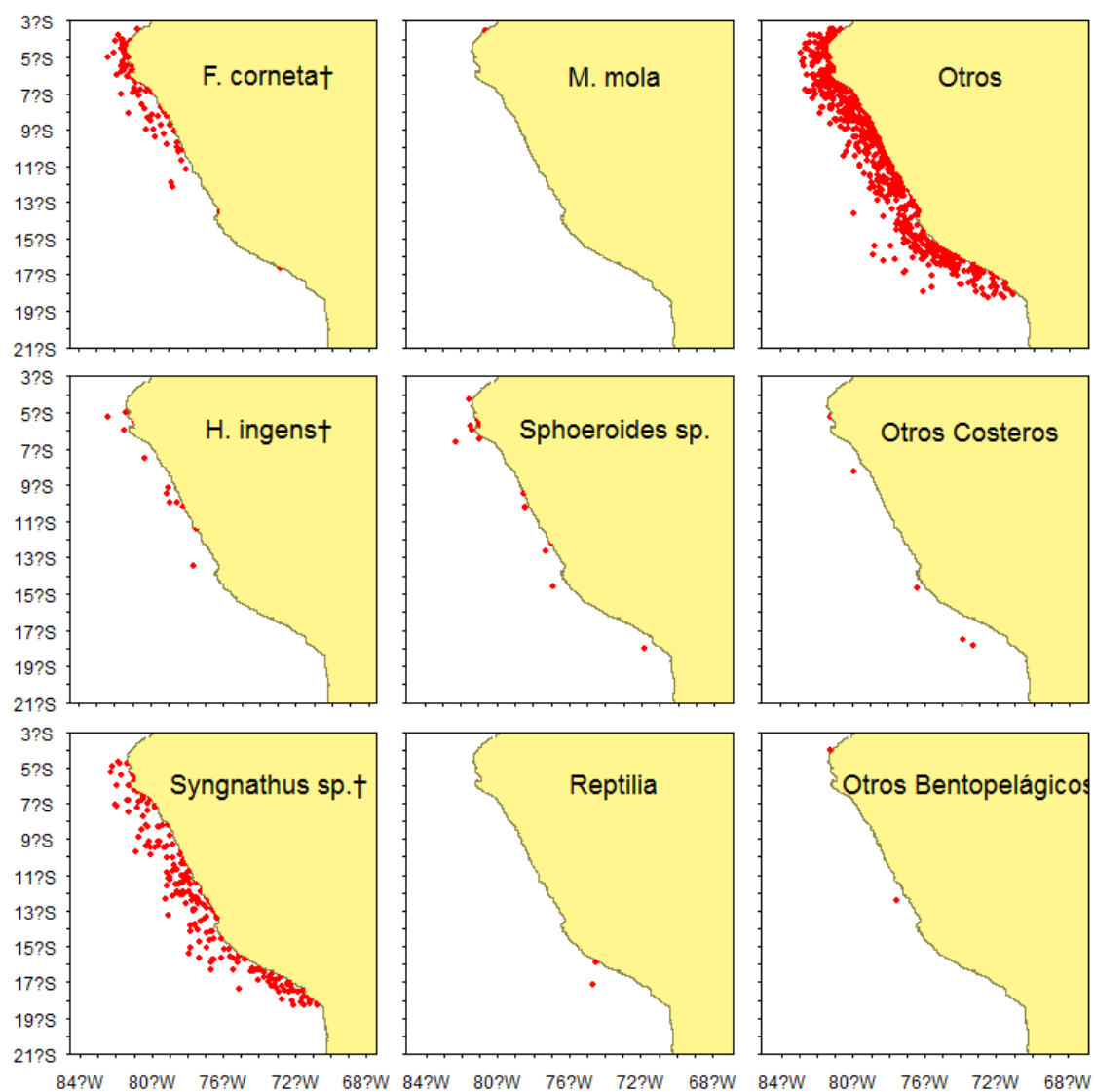


Figura 27: *Continuación*



Tabla 10: Lista de los eventos La Niña costera desde el año 1950, según el criterio establecido por el ENFEN.

Año inicial	Mes inicial	Año final	Mes final	Duración	Magnitud
1950	2	1950	12	11	Fuerte
1952	8	1952	10	3	Débil
1954	1	1956	2	26	Fuerte
1956	9	1956	12	4	Moderado
1960	5	1960	7	3	Débil
1961	7	1961	10	4	Débil
1962	2	1962	8	7	Fuerte
1964	3	1964	11	9	Fuerte
1966	4	1966	7	4	Moderado
1967	7	1968	6	12	Fuerte
1970	4	1971	11	20	Fuerte
1973	5	1974	2	10	Moderado
1974	10	1975	1	4	Moderado
1975	7	1976	1	7	Fuerte
1978	4	1978	9	5	Débil
1985	2	1985	9	8	Moderado
1988	5	1988	10	6	Fuerte
1996	4	1996	7	4	Débil
2001	9	2001	12	4	Débil
2007	5	2007	12	8	Fuerte
2010	8	2010	11	4	Moderado
2013	4	2013	8	5	Fuerte

Tabla 11: Lista de los eventos El Niño costero desde el año 1950, según el criterio establecido por el ENFEN.

Año inicial	Mes inicial	Año final	Mes final	Duración	Magnitud
1951	5	1951	10	6	Moderado
1953	3	1953	6	4	Débil
1957	3	1958	4	14	Moderado
1965	3	1965	10	8	Moderado
1969	4	1969	7	4	Moderado
1972	3	1973	2	12	Moderado
1976	5	1976	10	6	Débil
1982	7	1983	11	17	Extraordinario
1986	12	1987	12	13	Moderado
1991	10	1992	6	9	Moderado
1993	3	1993	9	7	Débil
1994	11	1995	1	3	Débil
1997	3	1998	9	19	Extraordinario
2002	3	2002	5	3	Débil
2002	9	2003	1	5	Débil
2003	11	2004	1	3	Débil
2004	10	2004	12	3	Débil
2006	8	2007	2	7	Moderado
2008	7	2008	9	3	Débil
2009	5	2009	9	5	Débil
2012	3	2012	7	5	Débil
2014	5	2014	10	6	Moderado

Tabla 12: Años de quiebre óptimos encontrados para diferente número de puntos de quiebre.

N° de puntos de quiebre	Año(s) correspondiente(s)					
1	1994					
2	1992 1996					
3	1992 1996 2000					
4	1992 1996 2000 2005					
5	1992 1996 2000 2005 2009					
6	1988	1992	1996	2000	2005	2009

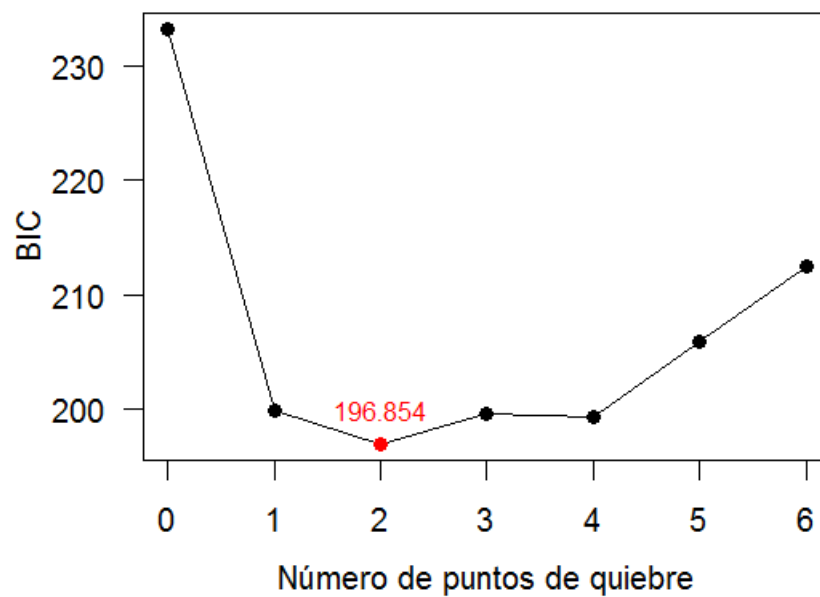


Figura 28: BIC calculado para diferente número de puntos de quiebre. El menor BIC se obtiene con 2 puntos de quiebre en 1992 y 1996 (Ver Tabla 12).

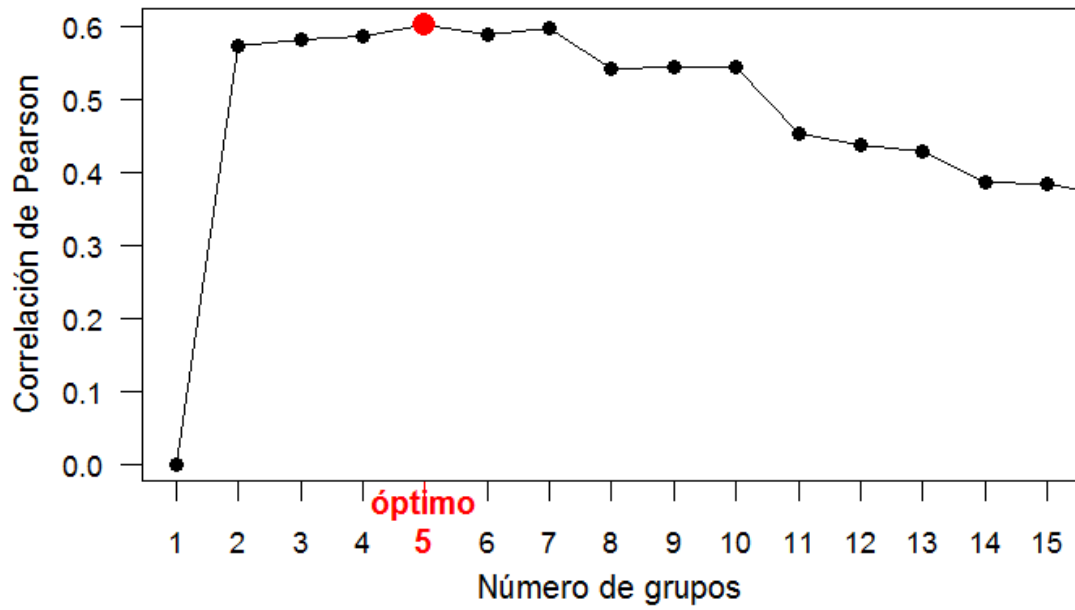


Figura 29: Correlaciones entre la matriz de distancia original y matrices binarias calculadas del dendrograma temporal cortado a varios niveles.

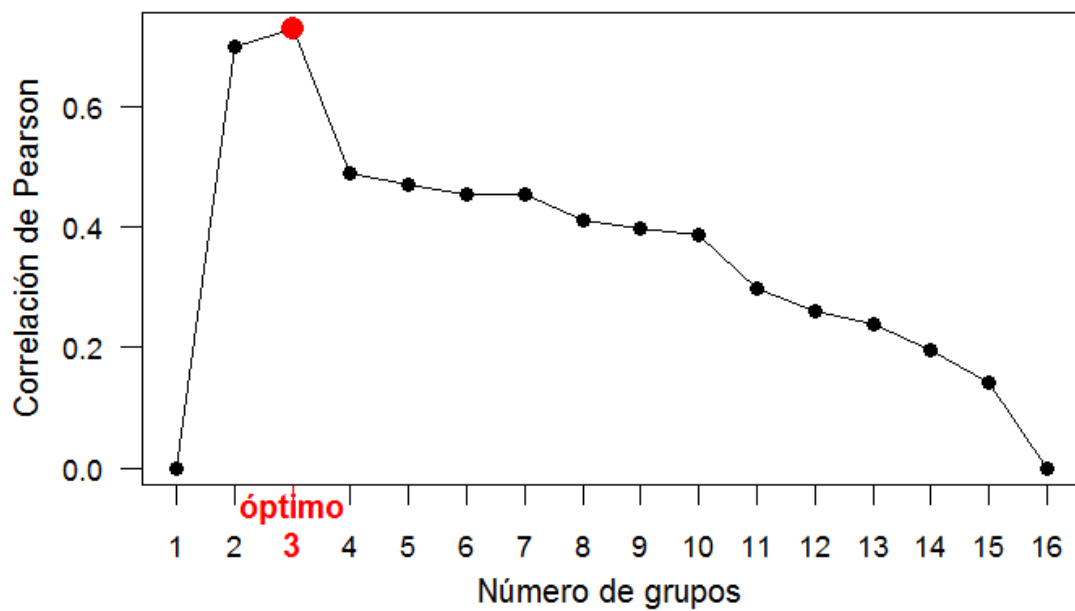


Figura 30: Correlaciones entre la matriz de distancia original y matrices binarias calculadas del dendrograma en función a la latitud cortado a varios niveles.

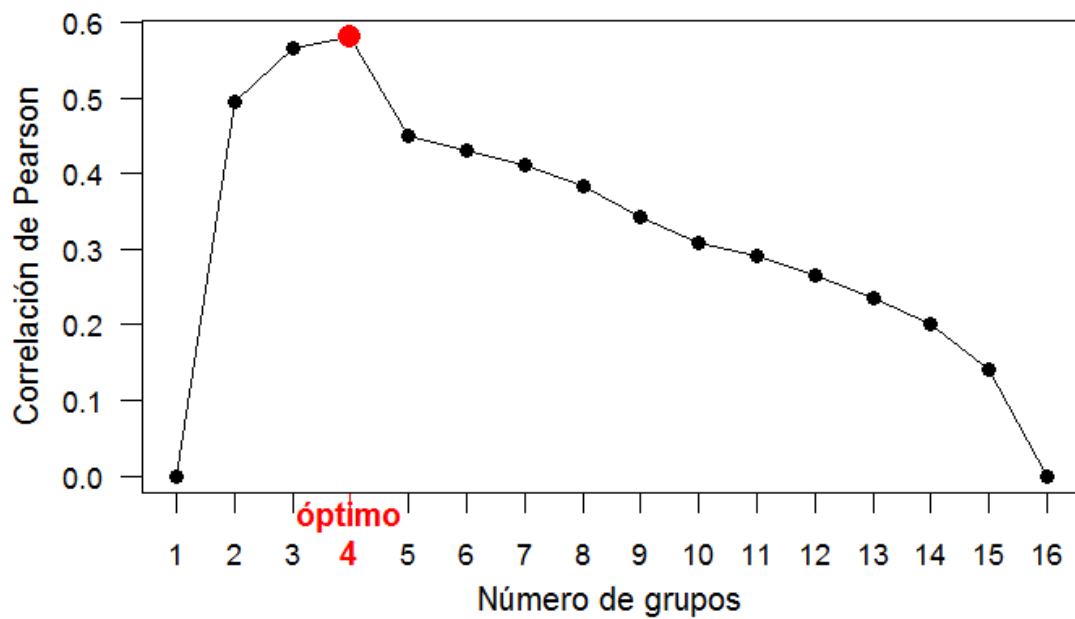


Figura 31: Correlaciones entre la matriz de distancia original y matrices binarias calculadas del dendrograma en función a distancia a la costa cortado a varios niveles.

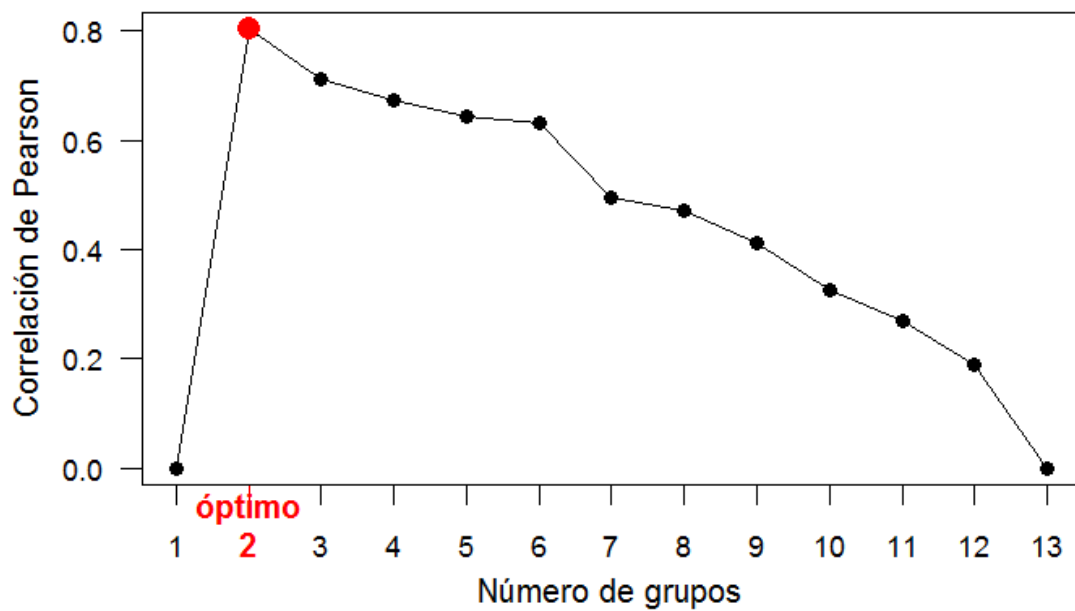


Figura 32: Correlaciones entre la matriz de distancia original y matrices binarias calculadas del dendrograma en función a distancia al talud cortado a varios niveles.





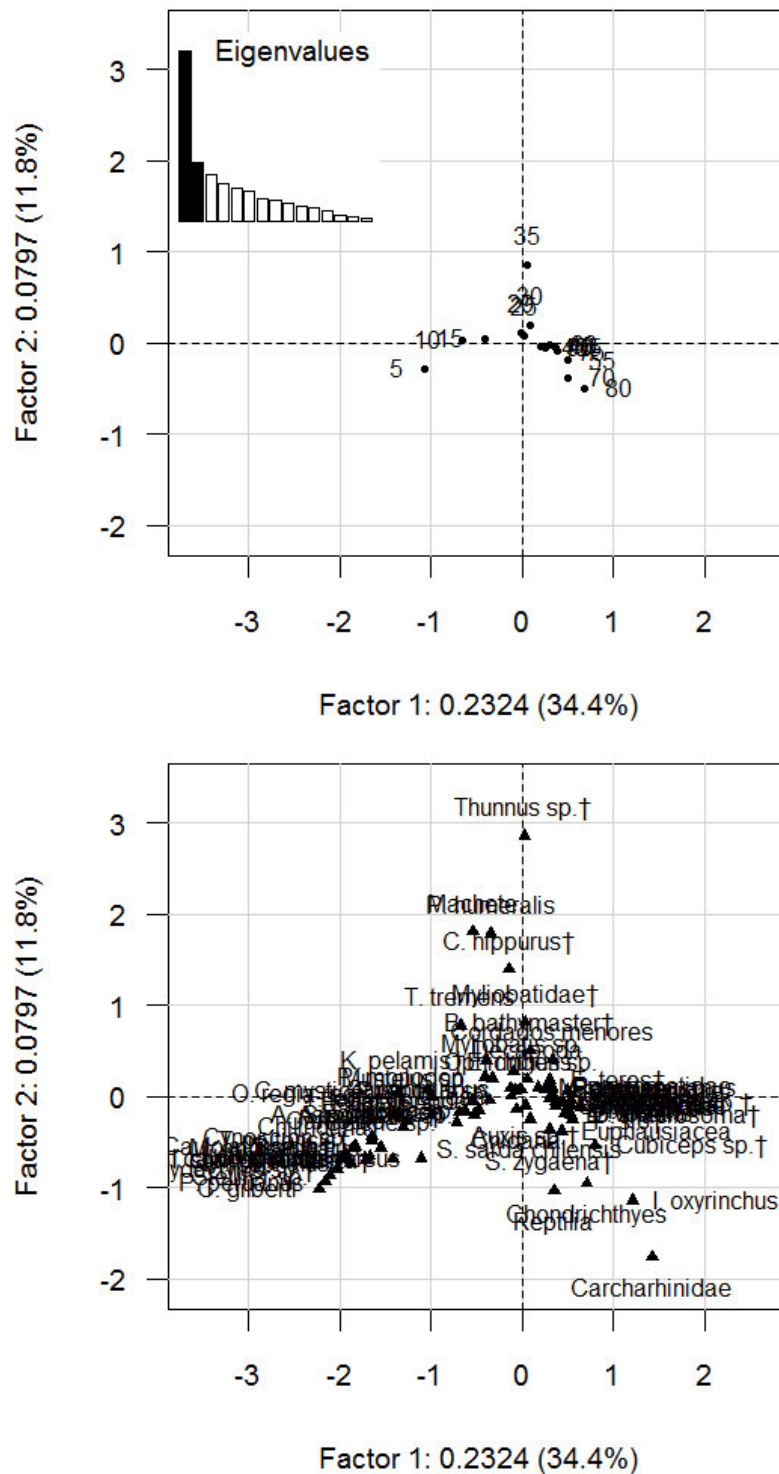


Figura 35: Representaciones de plano factorial para taxones (abajo) por intervalos de distancia a la costa (arriba) obtenidos del análisis de correspondencia. Se muestra los *eigenvalues* de cada eje y el porcentaje de variación que representa. La inercia total es 0.676.



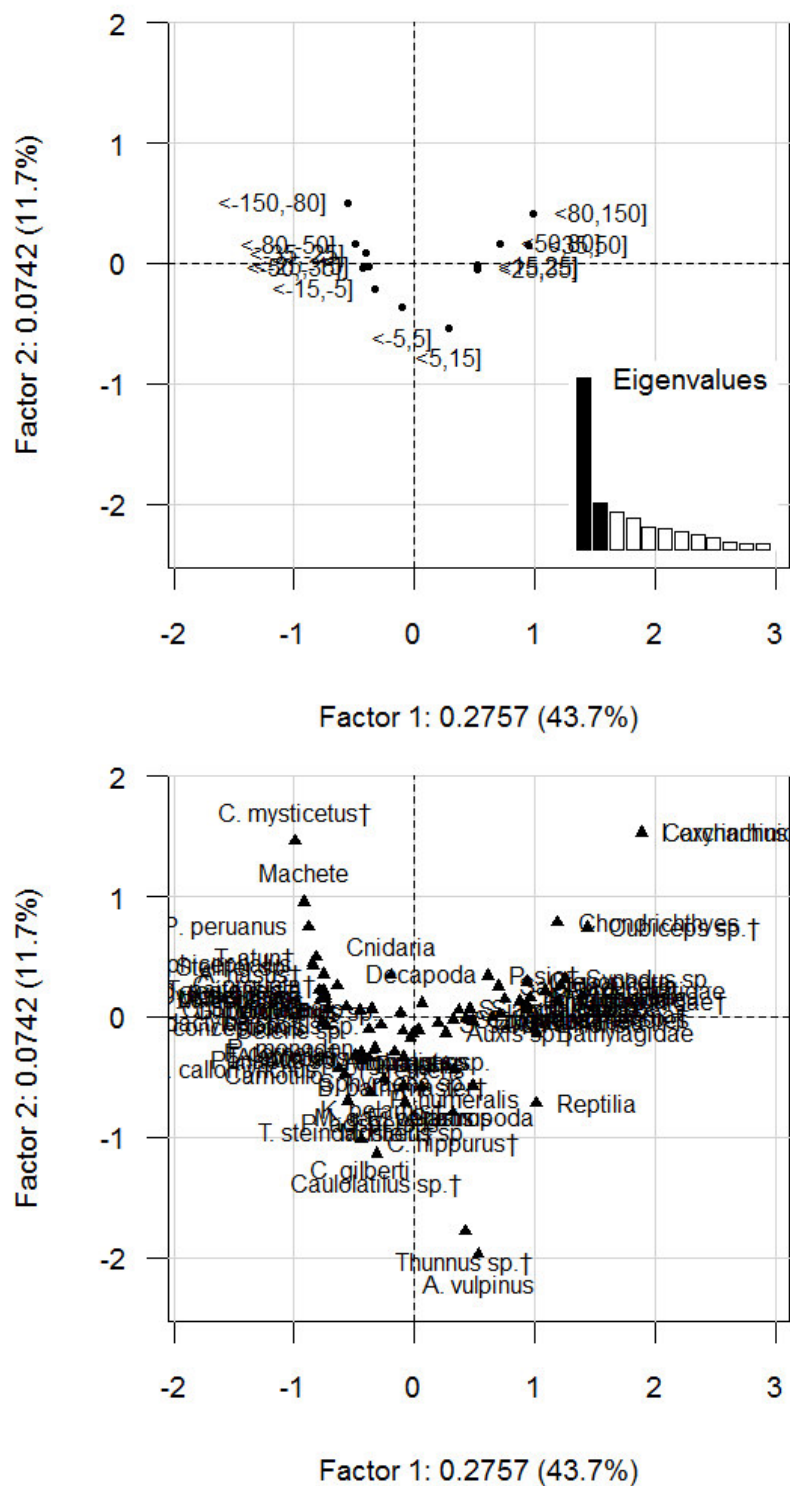


Figura 36: Representaciones de plano factorial para taxones (abajo) por intervalos de distancia al talud (arriba) obtenidos del análisis de correspondencia. Se muestra los *eigenvalues* de cada eje y el porcentaje de variación que representa. La inercia total es 0.633.